



VERBREITUNG UND URSACHE DER PARTHENOGENESIS IM PFLANZEN- UND TIERREICHE

VON

Dr. HANS WINKLER
o. PROFESSOR DER BOTANIK AN DER
HAMBURGISCHEN UNIVERSITÄT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

VERBREITUNG UND URSACHE DER PARTHENOGENESIS IM PFLANZEN- UND TIERREICHE

VON

Dr. HANS WINKLER
o. PROFESSOR DER BOTANIK AN DER
HAMBURGISCHEN UNIVERSITÄT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Vorwort.

Die Vorarbeiten zu dem vorliegenden Werke liegen zum Teil viele Jahre zurück. Seine Ausarbeitung hatte ich zurückgestellt, weil wichtige experimentelle Arbeiten, die keinen Aufschub vertrugen, mich voll in Anspruch genommen haben. Durch die Verhältnisse aber, die während der letzten Jahre des Krieges und in der Zeit nach seiner Beendigung in Deutschland herrschten, wurde leider das experimentelle Arbeiten schließlich ganz und gar zur Unmöglichkeit, und ich mußte zusehen, wie mir meine Versuchspflanzen nach und nach zugrunde gingen. So mußte ich mich denn zunächst anderen Arbeiten zuwenden, und so ist dieses Werk entstanden. Die Beschäftigung damit hat mir Trost und Vergessenheit gebracht in einer Zeit der Erniedrigung, wie sie das deutsche Volk in seiner wechselvollen Geschichte hoffentlich zum letzten Male erleben muß.

Der Gang der Untersuchung brachte es mit sich, daß ich mich auf zoologisches Gebiet begeben und die Verbreitung dauernder Parthenogenesis im Tierreiche genauer behandeln mußte. Dazu war das eingehende Studium einer weit verstreuten Literatur erforderlich, und es wäre mir nicht möglich gewesen, der Schwierigkeiten, die damit verbunden sind, und die sich dem Botaniker natürlich doppelt bemerkbar machen, wenigstens einigermaßen Herr zu werden, wenn mir nicht die reichhaltige Bibliothek des Zoologischen Museums in Hamburg zur unbeschränkten Benutzung geöffnet gewesen wäre. Es ist mir ein Bedürfnis, meinem verehrten Kollegen, Herrn Professor Dr. Lohmann, dem Direktor des Museums, und Herrn Professor Dr. Reh, dem Bibliothekar, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für ihr bereitwilliges Entgegenkommen auszusprechen. Daß mir nichts ferner gelegen hat als etwa eine Monographie der dauernden Parthenogenesis im Tierreiche liefern zu wollen, bedarf kaum der Erwähnung. Vollständigkeit in diesem Abschnitte ist also nicht beabsichtigt, was ich die Spezialforscher auf den einzelnen Gebieten zu beachten bitte. Sehr störend hat es sich natürlich bei der Abfassung des ganzen Werkes bemerkbar gemacht, daß die Literatur des Auslandes im wesentlichen nur bis 1914 berücksichtigt werden konnte.

Frl. M. Christiansen bin ich für Hilfe beim Korrekturlesen zu Danke verpflichtet.

Hamburg, Institut für allgemeine Botanik. Im Dezember 1919.

Hans Winkler.

Inhaltsübersicht.

Unsere Kenntnisse von der Verbreitung der Parthenogenesis und der Apogamie im Pflanzen- und im Tierreiche sind in den letzten 20 Jahren durch eine Reihe wichtiger Arbeiten wesentlich erweitert worden. Nicht in demselben Maße hat die Vertiefung unserer Einsicht in das Wesen und die Ursache beider Erscheinungen zugenommen. Es ist daher mit Freude zu begrüßen, daß neuerdings von Ernst (1918) der Versuch gemacht worden ist, in einem umfangreichen Werke die mit der Parthenogenesis und Apogamie zusammenhängenden Fragen von einem neuen Gesichtspunkte aus zu erörtern und eine neue Theorie über den Ursprung der Apogamie aufzustellen. Der Titel seines Werkes: „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche" gibt den Grundgedanken der neuen Lehre wieder.

Jeder, der sich künftig mit dem Parthenogenesisproblem beschäftigt, wird sich mit der Ernstschen Theorie auseinandersetzen müssen, und ohne Zweifel sind ihr so manche Anregung und viele gute und richtige Gedanken zu entnehmen. Ich glaube nun aber nicht, daß sie uns in der Erkenntnis des wahren Wesens der Parthenogenesis wesentlich fördert, und bin der Ansicht, daß ihr Grundgedanke in seiner allgemeinen Anwendung auf das Gesamtproblem der nichtgeschlechtlichen Fortpflanzung verfehlt ist. Gerade aber wegen der Bedeutung, die der so überaus eingehend und sorgfältig begründeten Theorie ohne Zweifel zukommt, scheint es mir erforderlich zu sein, daß sie von vornherein einer gründlichen Kritik unterzogen wird.

Dazu ist, abgesehen von theoretischen Erörterungen über die Grundlagen der Hypothese, vor allem die Prüfung von zwei Gruppen von Tatsachen nötig: der Parthenogenesis der *Chara crinita* und des Vorkommens dauernder Parthenogenesis im Tierreiche. Auf die erstere stützt sich in der Hauptsache die Ernstsche Theorie als auf ihren experimentellen Unterbau. Weshalb die eingehende Besprechung der tierischen Parthenogenesis erforderlich ist, wird in der Einleitung zum zweiten und im fünften Abschnitte näher begründet werden.

Die Ausdrücke Parthenogenesis und Apogamie werden in diesem Werke im Sinne der Begriffsbestimmungen gebraucht, wie ich sie früher (Winkler 1908, S. 6ff.) gegeben habe. Ich verstehe also unter Parthenogenesis die Entwicklung eines unbefruchteten Eies zum Embryo, und unterscheide zwischen somatischer Parthenogenesis und generativer Parthenogenesis, je nachdem das Ei die unreduzierte oder die reduzierte

Chromosomenzahl bei Beginn seiner Entwicklung besitzt. Apogamie dagegen ist die Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten, und auch hier wird wieder zwischen somatischer und vegetativer Apogamie unterschieden, je nachdem die Ausgangszelle oder die Ausgangszellen die unreduzierte oder die reduzierte Chromosomenzahl in ihren Kernen führen. Ernst dagegen (1918, S. 143) sieht in der Parthenogenesis „die spontane oder durch äußere Einflüsse induzierte Entwicklung von Gameten (i. b. Eizellen) einer sexuell differenzierten und sexuell funktionsfähigen Pflanzen- oder Tierart". Und Apogamie definiert er „als obligat apomiktische Vermehrung der Nachkommenschaft von Bastarden aus Eizellen und somatischen Zellen di- oder polyploider Gametophyten". Die Begründung für die Berechtigung, die alten Begriffsbestimmungen und Benennungen beizubehalten, soll im letzten Abschnitte dieses Werkes gegeben werden.

I. Abschnitt.

Die Deutung der Parthenogenesis bei Chara crinita.

1.

Ernst (1916, 1917, 1918) hat den wichtigen Nachweis geliefert, daß die Parthenogenesis der *Chara crinita* Wallr. nicht, wie man bisher annahm, generativ, sondern daß sie somatisch ist. Es gibt von dieser streng zweihäusigen Armleuchterpflanze zwei Formen: die eine ist in ihren vegetativen Organen und den Keimzellen haploid und besitzt die Chromosomenzahl 12; sie kommt in beiden Geschlechtern vor, ist aber selten und nur an vereinzelten Standorten gefunden worden, so z. B. in Ungarn und in Sizilien, woher auch die von Ernst in seinen Versuchen benutzten Pflanzen stammten. Die andere Form ist in allen ihren Zellen diploid und hat die Chromosomenzahl 24; sie kommt nur in weiblichen Stücken vor und ist weit verbreitet. Beide Formen unterscheiden sich in ihren morphologischen Merkmalen im wesentlichen in derselben Weise wie haploide und diploide Laubmoos-Gametophyten und wie diploide und tetraploide Blütenpflanzen. Durch die Befruchtung wird bei der haploiden Form in der Zygote die diploide Chromosomenzahl hergestellt; bei der Keimung entstehen durch die Reduktionsteilung vier haploide Kerne, von denen drei zugrunde gehen. Die haploide Form ist also amphimiktisch. Die Oogonien der diploiden Form entwickeln sich ohne Befruchtung[1]) zu keimfähigen Parthenosporen, bei deren Keimung keine Reduktionsteilung stattfindet. Die diploide Form ist also apomiktisch, und zwar somatisch parthenogenetisch.

[1]) Wenn Ernst (1918, S. 81) meint, daß die Eier sämtlicher parthenogenetischer Pflanzen von *Chara crinita* nicht mehr befruchtungsfähig seien, so muß ich darauf hinweisen, daß der Beweis dafür noch durchaus aussteht. Ernst schließt auf die Befruchtungsunfähigkeit daraus, daß bei der parthenogenetischen Form alle diejenigen Gestaltsveränderungen des Oogoniums wegfallen, die bei der amphimiktischen Form zur Ermöglichung und Erleichterung des Eindringens der Spermatozoen eintreten, und er weist auf einen analogen Fall, nämlich auf das Geschlossenbleiben

Zur Erklärung der Parthenogenesis bei *Chara crinita* nimmt Ernst nun zunächst an, daß Parthenogenesis und Diploidie genetisch zusammenhängen (1918, S. 86, 92ff.). Wenn die Verdoppelung der Chromosomenzahl mit dem Übergang von der amphimiktischen zur habituell parthenogenetischen Fortpflanzungsweise verknüpft ist, dann bleibt in der Hauptsache nur zu erklären, wie und wodurch diese Verdoppelung der Chromosomenzahl bewirkt werden konnte. Da nun im natürlichen Entwicklungsgang der amphimiktischen *Chara* ein diploider Entwicklungszustand vorhanden ist, nämlich die befruchtete Eizelle, von der aus der Übergang zur Haploidie durch die Reduktionsteilung bei der Zygotenkeimung erfolgt, so liegt es zunächst nahe, in einem Ausfall der Reduktion bei der Tetradenteilung den Vorgang zu erblicken, durch den die Diploidie der parthenogenetischen Form herbeigeführt wurde. Daß chemische oder physikalische Einflüsse der Außenwelt in der keimenden Zygote einen solchen Ausfall der Chromosomenreduktion veranlassen könnten, ist gewiß durchaus möglich. Trotzdem hat Ernst wohl ohne Zweifel recht, wenn er diese Erklärungsmöglichkeit abweist.

Er tut das auf Grund der Erwägung, daß die *Chara crinita*, wenn sie infolge des Unterbleibens der Reduktion bei der Tetradenteilung diploid geworden wäre, zwitterig sein müßte, so wie es die diploiden Gametophyten sonst zweihäusiger Moose sind, die in den bekannten Versuchen der Marchals experimentell erzeugt worden sind. Denn wir können annehmen, daß von den vier Kernen, die bei der Reduktionsteilung in der keimenden Zygote gebildet werden, zwei weibliche und zwei männliche Tendenz haben. Und da drei von ihnen zugrunde gehen und die Wahrscheinlichkeit zu überleben offenbar für alle vier zunächst gleichgroß ist, so müssen bei der amphimiktischen Form männliche und weibliche Stücke in etwa gleicher Anzahl entstehen. Wird aber die Reduktionsteilung oder auch nur die Reduktion der Chromosomenzahl bei der Zygotenkeimung ausgeschaltet, so muß das auch mit einer Ausschaltung der Geschlechtertrennung verbunden sein, und die diploide Form müßte

---

der Archegonien bei der parthenogenetischen *Marsilia Drummondii* hin, für die Strasburger den gleichen Schluß gezogen hatte. Ich habe demgegenüber schon früher (Winkler 1908, S. 113) bemerkt, daß man daraus doch nur auf die mechanische Unmöglichkeit der Befruchtung, nicht aber auf die Befruchtungsunfähigkeit des Eies schließen kann. So ist es auch bei *Chara crinita*. Wenn sich hier unterhalb des Krönchens keine Spalten ausbilden, so besagt das doch zunächst nur, daß das Ei nicht befruchtet werden kann, weil die Spermatozoen nicht zu ihm hinzutreten können, nicht aber deshalb, weil es nicht befruchtungsfähig wäre. Letzteres könnte vielmehr mit einiger Wahrscheinlichkeit gerade dann erst erschlossen werden, wenn die Eier trotz normaler Ausbildung der Befruchtungserleichterungen nicht befruchtet würden. Ich halte es daher nicht für richtig, wenn Ernst (1918, S. 96 und öfters) ohne weitere Beweise von dem Verluste der Befruchtungsfähigkeit als von einer neuen mit der Diploidie verbundenen erblichen Eigenschaft der parthenogenetischen *Chara crinita* redet.

also zwitterig sein. Nun ist sie aber rein weiblich, und sie kann daher nicht aus einer normal befruchteten Zygote unter Ausschaltung der Reduktion hervorgegangen sein.

Als weitere Möglichkeit für die Entstehung der diploiden *Chara crinita* kommt nun nach Ernst (1918, S. 107) nur noch diejenige einer „Beeinflussung des Befruchtungsvorganges im Sinne einer Qualitätsänderung der Erbmasse der Zygote“ in Frage, wobei wieder vorausgesetzt ist, daß mit der Diploidie der *Chara*-Pflanze die Befähigung zur parthenogenetischen Entwicklung gegeben sei. Als solche Beeinflussung sollen in Frage kommen vor allem „Befruchtung mit artfremdem Sperma, Bastardierungsvorgänge zwischen verschiedenen Arten“. Und nun stellt Ernst die Hypothese auf, daß die parthenogenetische Form von *Chara crinita* ein Artbastard mit der haploiden *Chara crinita* als Mutter und einer anderen nicht sicher anzugebenden *Chara*-Art als Vater sei, und er nimmt darüber hinaus an, daß ganz allgemein die Ursache der obligat ungeschlechtlichen Vermehrungsweise in der Bastardierung zu suchen sei.

2.

Wenn wir die zahlreichen Gründe und Erörterungen, die Ernst in seinem umfangreichen Werke zur Stütze seiner Hypothese vorbringt, zunächst einmal beiseite lassen und bei dem Falle der *Chara crinita* bleiben, der die Basis des ganzen Hypothesengebäudes bildet, so will es mir scheinen, als ob man zu der vorgeschlagenen Erklärung der *Chara*-Parthenogenesis als einer Folgeerscheinung von Bastardierung erst dann greifen könnte, wenn gar keine andere Erklärungsmöglichkeit vorläge. Denn die Ernstsche Hypothese erfordert eine ganze Reihe von Hilfsannahmen, die große Schwierigkeiten in sich schließen.

Wenn nämlich *Chara crinita* ein Artbastard sein soll, dann muß erstens gezeigt werden, daß innerhalb der Gattung *Chara* eine solche Bastardierung möglich und für den besonderen Fall der *Chara crinita* wahrscheinlich ist, und daß zweitens als Folge dieser Kreuzung eine Form entstehen könnte, die diploid, weiblich, parthenogenetisch und äußerlich in allen spezifischen Merkmalen der bisexuellen *Chara crinita* gleichgestaltet ist.

Die Möglichkeit spontaner Bastardierung bei Charen wird von Ernst (1918, S. 107ff.) eingehend erörtert. Darnach ist bisher nur ein einziger Bastard in der Gattung *Chara* bekannt, *Chara connivens* × *fragilis*; er ist ein einzigesmal gefunden worden, und ein Kenner der Gattung wie Migula hält ihn nur für eine Form von *Chara connivens.* An vielen Standorten kommen aber mehrere *Chara*-Arten durcheinanderwachsend vor, so daß die Vorbedingungen zur Bastardierung an sich wohl gegeben wären. Wenn trotzdem keine bekannt geworden sind, so wird man daraus zunächst schließen müssen, daß jedenfalls innerhalb der Gattung *Chara*

keine ausgesprochene Neigung zur Kreuzbefruchtung vorhanden ist. Ernst selbst hält es für wahrscheinlich, daß für die Entstehung von *Chara*-Bastarden „das Zusammenwirken besonderer Umstände notwendig ist" (S. 110). Immerhin wird man sie ohne Bedenken als möglich ansehen können.

Zugegeben also, daß Oogonien der haploiden bisexuellen *Chara crinita* von Spermatozoen irgend einer anderen *Chara*-Art befruchtet werden konnten: konnte bei der Keimung der so entstandenen Zygoten eine *Chara* mit den Eigenschaften der parthenogenetischen *Chara crinita* hervorgehen? Wir wollen die Frage nach den in Betracht kommenden Eigenschaften einzeln zu beantworten versuchen.

Die erste Eigenschaft, die zu erklären ist, ist die Diploidie. Vorausgesetzt, daß der männliche Elter der *Chara crinita* dieselbe Chromosomenzahl wie der weibliche hatte, ist das Zustandekommen der Diploidie in der Zygote natürlich ohne weiteres erklärt. Die Frage ist nur, warum sie erhalten blieb, oder, anders formuliert, warum die Reduktion der Chromosomenzahl unterblieb. Das könnte darauf beruht haben, daß die Tetradenteilung bei der Keimung der Zygote ganz wegfiel, so daß die erste Kernteilung sofort zur Entstehung der beiden ersten Zellen des Keimlings führte, oder darauf, daß die vier Keimungskerne zwar entstanden und bis auf einen wieder zugrunde gingen, daß dabei aber die Chromosomenreduktion nicht stattfand. Beide Vorgänge müßten zu diploiden *Chara*-Pflanzen führen. Aber warum im Gefolge der Bastardierung der eine oder der andere auftrat, das bleibt ganz unklar, und auch Ernst führt, so viel ich sehe, keinen Grund dafür an. Es muß also die erste Hilfshypothese gebildet werden, daß die Bastardierung eine Ausschaltung der Reduktion der Chromosomenzahl bedingt hätte. Wir brauchen aber die Zulässigkeit dieser Hilfshypothese nicht weiter zu erörtern, weil sie, selbst wenn sie zulässig wäre, auf den vorliegenden Fall nicht anwendbar wäre, wie das Folgende ergibt.

Die zweite zu erklärende Eigenschaft der *Chara crinita* ist ihre Diözie und Eingeschlechtigkeit. Warum ist sie nicht zwitterig? Ernst selbst hat ja mit einleuchtenden Gründen auseinandergesetzt, daß *Chara crinita* nicht dadurch diploid geworden sein könnte, daß die Reduktionsteilung ausgeschaltet würde, da diese Ausschaltung von einem Übergang von Diözie zu Monözie begleitet sein müßte (1918, S. 100). Das gilt nun doch aber, was auch Holmgren (1919, S. 111) zu bedenken gibt, auch für den Fall, daß die Diploidie der Eizelle nicht durch Befruchtung mit einem arteigenen, sondern mit einem artfremden Spermatozoon erzeugt wurde. Auch dann müßte eine diploide *Chara* zwitterig sein. Denn „nimmt man an, daß auch bei den diözischen *Characeen* den Gameten verschiedene Tendenz und zwar, in Übereinstimmung mit den diözischen Angiospermen, den Eizellen weibliche, den Spermatozoiden männliche Tendenz zukomme, so sind im Kerne der befruchteten Eizelle einer diözischen *Chara* bis vor

Beginn der Keimung die beiden Geschlechtstendenzen vereinigt" (Ernst 1918, S. 100). Wenn sie nun durch keine Reduktionsteilung voneinander getrennt werden, so bleiben sie beieinander, und also muß die sich ergebende Pflanze monözisch sein. Das aber ist die parthenogenetische *Chara crinita* nicht, und es bliebe also zur Erklärung ihres weiblichen Geschlechtes nur die ad hoc ersonnene und sehr unwahrscheinliche Hilfshypothese, daß die männliche Tendenz des väterlichen Chromosomensatzes sich in dem Bastard ebensowenig zeigen könne wie irgendeine andere Eigenschaft des Vaters, — denn letzteres nimmt, wie wir gleich sehen werden, Ernst an. Es gibt allerdings eine Hypothese, durch die es in einfacherer Weise verständlich gemacht werden kann, wie eine diploide *Chara* eingeschlechtig sein kann: ich komme später auf sie zurück, sie schließt die Annahme einer Bastardierung aus.

Ernst selbst äußert sich, so viel ich sehe, nicht ausführlicher darüber, wie es komme, daß die parthenogenetische *Chara crinita* trotz ihrer Diploidie nicht monözisch ist. Er erörtert (1918, S. 119ff.) die Frage, ob als zweiter Elter eine monözische oder eine diözische *Chara* in Betracht komme und sagt, für die Bastardierung mit einer einhäusigen Art spreche der Umstand, daß der einzige bisher bekannte natürliche *Chara*-Bastard, die *Chara conniventi-fragilis*, gerade aus der Kreuzung einer diözischen mit einer monözischen Spezies hervorgegangen sei. Aber dieser Bastard ist monözisch! Nun weist zwar Ernst darauf hin, daß „in anderen Verwandtschaftskreisen bei Kreuzungen zwischen monözischen und diözischen Arten Ergebnisse erzielt worden sind, welche eher mit dem hypothetischen Kreuzungsergebnis von *Chara crinita* verglichen werden können"; so ergab z. B. nach Correns' bekannten Versuchen Bestäubung der weiblichen Pflanzen von *Bryonia dioica* mit dem Pollen der monözischen *Bryonia alba* 100% weibliche Nachkommen, lauter Bastarde. Aber abgesehen davon, daß die Verhältnisse der höheren Pflanzen nicht ohne weiteres in dieser Hinsicht mit denen der *Charen* vergleichbar sind (vgl. Holmgren 1919, S. 112), ist doch ohne Zweifel in unserem Falle auf das Verhalten des *Chara*-Bastardes größeres Gewicht zu legen. Und dies Verhalten ist der Auffassung, daß *Chara crinita* ein Bastard zwischen der haploiden *Chara crinita* und einer monözischen *Chara* sei, nicht günstig.

Bleibt die Möglichkeit, daß auch der andere Elter diözisch war. Ernst sagt, es sei zu erwarten, „daß diploide Eizellen diözischer apogamer Pflanzen nur wieder weibliche Individuen erzeugen". Ohne Zweifel ist das so. Aber das setzt eben doch voraus, daß die diploide parthenogenetische weibliche Pflanze schon vorhanden ist, sagt uns aber nichts darüber aus, warum die diploide parthenogenetische Pflanze trotz ihrer Diploidie weiblich ist. Ernst (1918, S. 120) hält es nicht für „ausgeschlossen, daß bei der Entstehung der apogamen Form, neben den diploiden weiblichen Pflanzen auch diploide männliche Pflanzen entstanden, infolge ihrer Einjährigkeit und des Mangels besonderer Pro-

pagationsorgane seither aber wieder verschwunden sind". Aber auch das Auftreten rein männlicher Pflanzen aus Zygoten, bei deren Keimung die geschlechtstrennende Reduktion unterblieb, wäre ohne Hilfshypothesen unverständlich. Nach allem, was wir über die Geschlechtsbestimmung bei *Chara* vermuten können, wäre unbedingt zu erwarten, daß ein diploider Bastard zwischen zwei diözischen Arten monözisch sein müßte. Und da *Chara crinita* auch in ihrer diploiden Form zweihäusig ist, so ist es nicht wahrscheinlich, daß sie ein Bastard ist.

Die dritte Eigenschaft der parthenogenetischen *Chara crinita*, die, falls die Form ein Bastard wäre, besonderer Erklärung bedürfte, ist ihre vollständige Ähnlichkeit mit dem einen Elter, nämlich mit der bisexuellen *Chara crinita.* In der Tat gleichen sich ja die geschlechtliche und die parthenogenetische *Chara crinita* so genau, daß beide Formen gar nicht voneinander unterschieden wurden, bis Ernst durch die cytologische Untersuchung ihre Unterschiede feststellte. Nur ist die diploide Form in ihren vegetativen Teilen im allgemeinen etwas kräftiger entwickelt, ein Umstand, den Ernst als Luxurieren infolge der Bastardierung deuten möchte, zu dessen Erklärung indessen die Diploidie der parthenogenetischen Form im Vergleich zur Haploidie der geschlechtlichen völlig ausreicht.

Diese völlige Übereinstimmung des vermeintlichen Bastardes mit seinem einen Elter erklärt Ernst durch „Metromorphie", und er verweist auf andere Fälle, wo Pflanzen- und Tierbastarde ebenfalls ganz oder fast ganz dem einen Elter gleichen. Nun soll gewiß nicht geleugnet werden, daß es solche Fälle mehr oder weniger weitgehender Metromorphie bei Bastarden gibt. Aber sie für *Chara crinita* anzunehmen, dazu haben wir eigentlich gar keine Anhaltspunkte. Der einzige bekannte Bastard von zwei *Chara*-Arten ist nicht metromorph, sondern intermediär; das macht es wahrscheinlich, daß auch ein Bastard von *Chara crinita* und einer anderen *Chara*-Art intermediär sein würde. Unmöglich ist es natürlich nicht, daß Metromorphie vorläge; aber solange keine experimentellen Beweise, wie sie Ernst in Aussicht gestellt hat, vorliegen, gilt ganz gewiß, daß die vollständige Ähnlichkeit der parthenogenetischen *Chara crinita* mit der bisexuellen *Chara crinita* die Ernstsche Deutung der Pflanze nicht unterstützt.

Ernst ist freilich gezwungen, diese Mutmaßung zu machen; sie erklärt ihm nicht nur die erwähnte Ähnlichkeit der beiden *crinita*-Formen, sondern hilft ihm noch über eine weitere Schwierigkeit hinweg. Aus der geographischen Verbreitung der etwa als männlicher Elter der parthenogenetischen *Chara crinita* in Betracht kommenden Arten ergibt es sich nämlich, daß nicht unwahrscheinlich in nördlichen Gegenden eine andere Art der Vater gewesen sein müßte als in südlichen Gegenden. An sich wäre dann natürlich zu erwarten, daß sich verschiedene Bastarde ergeben müßten. Die

Hilfshypothese der Metromorphie hilft aber über diese Schwierigkeit hinweg, ohne freilich dadurch selber an Wahrscheinlichkeit zu gewinnen.

Das Zusammenvorkommen der parthenogenetischen *Chara crinita* mit anderen *Charen* liefert übrigens Ernst noch ein weiteres Beweisstück für seine Auffassung. Die befruchtungsbedürftige Form findet sich nämlich an den beiden bis jetzt eingehender untersuchten Standorten (Teich nächst der Gubacser Pußta bei Budapest und Pergusasee bei Castragiovanni in Sizilien) allein, nicht wie die parthenogenetische Form in Begleitung anderer *Chara*-Arten. Im Sinne der Ernstschen Auffassung wäre das so zu deuten, daß sie sich an diesen Standorten erhalten konnte, weil die Kreuzungsmöglichkeit mit anderen Arten nicht vorlag; wo diese aber vorhanden war, ist die parthenogenetische Form durch Bastardierung entstanden und hat die haploide Form verdrängt.

Aber gegen diese Auffassung spricht vor allem ein gewichtiger Umstand: es kommt nämlich an ihren beiden Standorten die haploide bisexuelle *Chara crinita* neben der diploiden parthenogenetischen Form vor (Ernst 1918, S. 66 und 117). Da nun an eben diesen Standorten andere *Chara*-Arten fehlen, so liegt es am nächsten, anzunehmen, daß die diploide Form dort aus der haploiden entstanden ist durch irgend einen anderen Vorgang als die — hier ja ausgeschlossene — Bastardierung. Wenn dann an anderen Standorten neben verschiedenen sonstigen *Chara*-Arten nur die diploide *Chara crinita* auftritt, so erklärt sich das m. E. ganz einfach daraus, daß bei der Verschleppung von dem gemeinsamen Standorte die haploide Form sofort wieder aussterben mußte, wenn nicht gleichzeitig männchen- und weibchen-liefernde Zygoten übertragen wurden, was natürlich sehr selten einmal eintreten wird, — während die diploide Form vermöge ihrer Parthenogenesis ohne weiteres am neuen Standorte erhaltungsfähig war. So liegen also die tatsächlichen Verbreitungsverhältnisse so: dort, wo nur die parthenogenetische *Chara crinita* vorkommt, fehlt der eine vermeintliche Elter, nämlich die haploide *Chara crinita*, völlig; wohl aber findet sich der hypothetische andere Elter. Dort aber, wo die diploide Form zusammen mit der haploiden sich findet, ist der sichere Elter vorhanden, der hypothetische aber fehlt völlig. Es scheint mir, als ob diese Tatsachen stark gegen die Ernstsche Hypothese sprächen.

3.

Alle diese Überlegungen und Tatsachen sind der Bastardierungshypothese sehr ungünstig. Denn wenn wir uns auf ihren Boden stellen, werden so viele unwahrscheinliche Hilfsannahmen erforderlich, daß wir uns erst dann zu der Ernstschen Hypothese bekennen könnten, wenn gar keine andere Erklärungsmöglichkeit da wäre. Ernst behauptet letzteres ja nun auch. Ich glaube indessen, daß es sehr wohl Erklärungsmöglichkeiten gibt, die einfacher sind und nicht so viel schwierige Hilfsannahmen verlangen wie die Ernstsche Hypothese.

Zu erklären ist in erster Linie, wie die Diploidie der parthenogenetischen *Chara crinita* zustande gekommen ist. Ernst hat einleuchtend nachgewiesen, daß nicht einfach ein Unterbleiben der Reduktion der Chromosomenzahl in Frage kommen kann, da die Pflanze dann zwitterig sein müßte. Von einer zureichenden Hypothese ist also zu verlangen, daß sie verständlich macht, warum trotz der Diploidie die Eingeschlechtigkeit beibehalten worden ist.

Dafür scheint es mir nun zwei Möglichkeiten zu geben: 1. die Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Scheitelzelle einer weiblichen Pflanze der haploiden Form von *Chara crinita*, und 2. die Wiederverschmelzung der beiden weiblichen Kerne bei der Keimung der Zygote.

Durch eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Scheitelzelle einer weiblichen Pflanze würde sofort eine diploide *Chara crinita* entstehen, die auch diploide Oogonien ausbilden müßte. Die Diploidie und die Eingeschlechtigkeit wären also zugleich erklärt. Was die Befähigung zur parthenogenetischen Entwicklung anbelangt, so wäre denkbar, daß sie mit der Diploidie der Eizelle irgendwie gegeben wäre; es wäre aber auch möglich, daß die Pflanze, an der die Chromosomenzahlverdoppelung eintrat, schon parthenogenetisch war. Für unmöglich wird man eine solche Verdoppelung gewiß nicht halten können, zumal nachgewiesen worden ist, daß bei höheren Pflanzen regelmäßig ein spontaner Übergang von Diploidie zu Polyploidie in gewissen Geweben und Zellen des Soma vorkommt (Winkler 1916). Häufig wird der Vorgang bei *Chara crinita* ja ohne Zweifel nicht sein; vielleicht ist sein Eintritt abhängig von bestimmten äußeren Verhältnissen. Wenn er bei einer männlichen Pflanze eintritt, wird eine diploide männliche Form entstehen, die aber mit dem Absterben des betreffenden Individuums wieder verschwindet. Und dasselbe wird der Fall sein, wenn ein weibliches diploid gewordenes Stück nicht parthenogenetisch ist oder wird. Erhalten kann sich die Diploidie eben nur dann, wenn sie bei einem weiblichen Individuum in Verbindung mit der Befähigung zur parthenogenetischen Vermehrung auftritt. Höchstens könnten durch Befruchtung der diploiden Oogonien mit haploiden Spermatozoen triploide Formen entstehen, was aber im vorliegenden Falle nicht möglich erscheint, da, wie Ernst gezeigt hat, die Ausbildung der diploiden Oogonien den Spermatozoen den Zutritt zum Ei nicht erlaubt.

Die zweite Möglichkeit wäre die, daß bei der Keimung einer normal entstandenen Zygote die Reduktionsteilung wie gewöhnlich durchgeführt wurde, daß dann aber nicht drei von den vier Enkeln des befruchteten Eikernes zugrunde gingen, sondern nur zwei, während die beiden überlebenden miteinander verschmelzen. Da wir Grund zu der Annahme haben, daß zwei der Kerne männliche, zwei weibliche Tendenz haben, so ergaben sich für das Geschlecht der bei der Keimung entstehenden Pflanze drei Möglichkeiten: sie konnte männlich, weiblich oder zwitterig

sein, je nachdem die beiden Kerne mit männlicher Tendenz oder die beiden mit weiblicher Tendenz oder je ein männlicher und ein weiblicher miteinander verschmolzen. Wenn nun die so erzielte Diploidie wieder die Befähigung zur Parthenogenesis bewirkte, so waren die zwitterige und die weibliche Form dauernd erhaltungsfähig.

Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß sowohl die Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Scheitelzelle wie die Kernverschmelzung in der keimenden Zygote Vorgänge darstellen, die noch rein hypothetisch sind. Daher läßt sich auch schwer entscheiden, welcher von beiden die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat. Ich möchte die erstgenannte Möglichkeit als die wahrscheinlichere ansehen, weil sie nicht wie die zweite notwendig mit der Annahme verknüpft ist, daß die Diploidie die parthenogenetische Fortpflanzung mit sich bringe. Denn die Vorgänge in der keimenden Zygote, die bei der zweiten Hypothese vorausgesetzt werden, können sich natürlich nur in einer normal befruchteten Zygote abspielen, nicht aber in der Eizelle einer haploid parthenogenetischen *Chara*. Daß aber die Diploidie nicht notwendig zur Parthenogenesis führt, beweisen die diploiden Moosgametophyten der Marchals.

Wie dem auch sei, — so viel scheint mir sicher zu sein, daß die beiden soeben kurz skizzierten Hypothesen der Ernstschen Bastardierungshypothese vorzuziehen sind, da sie weniger Hilfsannahmen bedingen und es trotzdem verständlich machen, wie die parthenogenetische *Chara* trotz ihrer Diploidie weiblich sein kann. Und da es also Annahmen gibt, durch die das bei *Chara crinita* zu Beobachtende leichter und einfacher zu erklären ist als durch die Ernstsche Hypothese, so ist meines Erachtens diese bis auf weiteres aufzugeben.

Zu erklären bleibt bei alledem vor allem die Tatsache, daß die diploide *Chara crinita* parthenogenetisch ist. Dafür liefert uns weder die Ernstsche Theorie einen zureichenden Grund, noch die beiden von uns eben angegebenen Möglichkeiten. Wenn es sich freilich nachweisen ließe, daß auch sonst die Fähigkeit unbefruchteter Eizellen, sich zu entwickeln, auf einem Bastardierungsvorgange beruhten, dann würde dies ohne Zweifel eine Stütze für die Ernstsche Auffassung bedeuten, die freilich auch dann noch mit der Notwendigkeit behaftet bliebe, die oben erwähnten Hilfsannahmen zu machen. Ernst hat in seinem Buche versucht, diesen Nachweis zu führen. Es wird sich aus unserer weiteren Darstellung ergeben, daß der Nachweis aber nicht als erbracht angesehen werden kann, zumal er sich eben auf den *Chara crinita*-Fall als auf seine Hauptstütze beruft.

Im übrigen kann daraus, daß keine der angeführten Hypothesen über den Ursprung der Diploidie bei der parthenogenetischen *Chara crinita* uns gleichzeitig Aufschluß über die Ursache ihrer Parthenogenesis gibt, nichts gegen die Wahrscheinlichkeit der Hypothesen an sich geschlossen werden. Denn wir wissen auch in allen anderen Fällen von habitueller Parthenogenesis nichts Sicheres über die Ursachen dieser Erscheinung.

II. Abschnitt.

Über das Vorkommen dauernder Parthenogenesis im Tierreiche.

Zwischen der bei Pflanzen und der bei Tieren vorkommenden Parthenogenesis soll nach ERNST (1918, S. 153) ein „starker Gegensatz" vorhanden sein. Er soll im folgenden bestehen: Bei der Parthenogenesis der „vermeintlich diploid parthenogenetischen Pflanzen handelt es sich nicht um einen Fortpflanzungsmodus einzelner Individuen oder einzelner Entwicklungsstadien in einem größeren Entwicklungszyklus, sondern um eine die sexuelle Fortpflanzung ersetzende Fortpflanzungsform der betreffenden Art überhaupt". Die tierische Parthenogenesis dagegen sei „in keiner Weise mit einer Schwächung oder gar einer völligen Einbuße der geschlechtlichen Fortpflanzung verbunden. In welcher Weise auch die parthenogenetische Fortpflanzung zustande kommen mag, die parthenogenetisch entstandenen Eier sind immer noch zu sexuellen Umstimmungen befähigt. Der Entwicklungszyklus dieser Tiere führt immer wieder zur Bildung von Individuen, die im geschlechtsreifen Zustande zu normaler geschlechtlicher Fortpflanzung befähigt sind. Ein Verlust in der Erzeugung des einen Geschlechtes tritt nicht ein und der Ausbildung normaler, haploider Gameten und ihrer Vereinigung im Befruchtungsakt steht in keinem der drei Fälle etwas entgegen."

Kurz gesagt wäre der Gegensatz also der, daß bei Pflanzen dauernde Parthenogenesis als einzige Fortpflanzungsform vorkommt, bei Tieren dagegen soll dauernde Parthenogenesis fehlen[1]). Für die ERNSTsche Theorie ist diese Unterscheidung sehr wichtig und muß notwendig gemacht werden. Darauf wird im fünften Abschnitte dieses Werkes zurückzukommen sein. Hier handelt es sich zunächst um die Prüfung der tatsächlichen Unterlagen für die Behauptung, daß im Tierreiche konstante Parthenogenesis nicht vorkäme. Es wird sich zeigen, daß diese Behauptung durchaus falsch ist, daß im Gegenteil bei sehr zahlreichen Tieren die geschlechtliche Fortpflanzung durch dauernde Parthenogenesis ersetzt

[1]) An einer anderen Stelle seines Werkes zieht ERNST (1918, S. 590) die Möglichkeit in Erwägung, daß auch bei einigen Gruppen des Tierreichs „unter dem Einfluß der Bastardierung" Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung und Ersatz durch obligat eingeschlechtliche Fortpflanzung eingetreten sei. Er kommt aber zu dem Ergebnis, das sei „noch nicht sicher zu entscheiden".

ist. Der Beweis ist aber ausführlich zu führen, da auch unter den Zoologen selbst die Ansichten über das Vorkommen und die Bedeutung der dauernden Parthenogenesis bei Tieren sehr verschieden sind.

Ernst stützt sich in der Hauptsache, wie es scheint, auf die zusammenfassenden Darstellungen von Godlewski (1914, 1915), der allerdings das Vorkommen konstanter Parthenogenesis bei Tieren als „unsicher" bezeichnet (1914, S. 668; 1915, S. 463) und zwar deswegen, weil es bisher nur für Arten angegeben worden sei, bei denen man nur Weibchen gefunden habe, und man „nie die Gewißheit haben könne, ob bei weiterem Fortschritt unserer Kenntnisse sich bei der gegebenen Art nicht auch noch Männchen finden lassen". Godlewski beruft sich dabei auf Henneguy, der mit der gleichen Begründung sich gegen das Vorkommen dauernder Parthenogenesis bei Insekten wendet. Er sagt (Henneguy 1899, p. 42) von ihr, sie sei „rare; n'existe probablement pas" und fügt hinzu (Henneguy 1904, p. 213): „Un tel mode de reproduction paraît difficile à admettre, pour cette raison que, au fur et à mesure que les espèces en question sont mieux étudiées, on y rencontre des mâles plus ou moins fréquents, ce qui diminue d'autant le nombre des espèces thélytoques, qui finiront sans doute par disparaître complètement."

Nun ist es gewiß richtig, daß es unberechtigt ist, aus dem Unbekanntsein der Männchen ohne weiteres zu schließen, die betreffende Art sei dauernd parthenogenetisch. Aber man muß die Fälle doch voneinander unterscheiden. Wenn es sich um Tiere handelt, die außerordentlich häufig sind, deren sonstige Lebensweise genau bekannt ist, und die zu den verschiedensten Jahreszeiten und an den verschiedensten Standorten immer und immer wieder nur im weiblichen Geschlecht gefunden werden, dann ist der Schluß, wenn auch nicht vollkommen sicher, so doch in hohem Maße wahrscheinlich, daß die Männchen bei der Vermehrung der Art keine wesentliche Rolle spielen können. Wenn dazu nun noch im Zuchtversuch die Fähigkeit zu thelytoker Parthenogenesis nachgewiesen wird, dann wird der Schluß auf das Vorhandensein dauernder Parthenogenesis so sicher, daß er auch durch das gelegentliche Vorkommen einiger Männchen kaum mehr erschüttert werden kann. Die Zahl auf diese Weise sicher gestellter Fälle ist aber, wie unsere Übersicht ergeben wird, so groß, daß man ganz gewiß nicht behaupten kann, das Vorkommen konstanter Parthenogenesis im Tierreich sei „unsicher". Sie kann im Gegenteil für eine ganz erhebliche Anzahl von Tiergruppen und Arten nicht bezweifelt werden.

Wenn es bei Henneguy und Godlewski methodische Bedenken waren, die gegen die Behauptung, daß bei Tieren dauernde Parthenogenesis vorkäme, ins Feld geführt wurden, so gründen sich die Einwände anderer Forscher auf theoretische Erwägungen. So erklärt z. B. R. Hertwig (1912, S. 93): „Bei allen parthenogenetisch sich fortpflanzenden Arthropoden hat es sich herausgestellt, daß die weibliche Generationsfolge früher

oder später einmal mit dem Auftreten von Männchen und befruchtungsbedürftigen Weibchen abschließt.“ Und er begründet diese Behauptung, die sich, wie wir sehen werden, nicht aufrecht erhalten läßt, mit der theoretischen Erwägung (l. c., S. 99): „Zweifellos sind es trophische Einflüsse, welche bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren die Rückkehr zur Sexualität und dadurch zur Bildung von Männchen veranlassen. Durch fortdauernde parthenogenetische Fortpflanzung erfährt die gesamte Konstitution der Tiere eine Veränderung, welche von Generation zu Generation anwächst und auch in der Beschaffenheit der Eier zum Ausdruck kommt.“ Und ähnlich äußert sich Korschelt (1913, S. 330), nachdem er mitgeteilt hat, daß sich bei Blattläusen die Zahl der parthenogenetischen Generationen bis auf zehn und mehr steigern kann: „Noch höher wird sie gewiß bei solchen Tieren, bei denen man, wie bei gewissen Muschelkrebsen (*Cypris reptans*) durch lange Zeiträume ausschließlich parthenogenetische Weibchen findet. Abgesehen von einigen Ausnahmen, welche sich aber schließlich gewiß noch in die allgemein geltende Regel einfügen werden, kehrt die Spezies, ob es sich nun um ein mehrzelliges oder um ein mit Amphigonie begabtes einzelliges Tier handelt, nach einer Reihe ungeschlechtlicher Generationen wieder zur geschlechtlichen Fortpflanzung zurück“ (vgl. auch Korschelt 1917, S. 402).

Solchen Erwägungen gegenüber, die auf Grund von der theoretischen Überzeugung, daß die geschlechtliche Fortpflanzung unentbehrlich sei und dauernde Parthenogenesis zu Schädigungen führen müsse, deren Vorkommen bestreiten, muß zunächst einmal ganz genau der Tatbestand geprüft und untersucht werden, ob nicht doch Fälle als erwiesen angesehen werden können, wo Parthenogenesis als alleinige Fortpflanzungsart dauernd beibehalten wird. Und in zweiter Linie wird zu untersuchen sein, ob es berechtigt ist, ganz allgemein anzunehmen, daß dauernd agame Vermehrung zu Schädigungen führen müsse. Ersteres soll in diesem, Letzteres im folgenden Abschnitte geschehen.

Zu der folgenden Untersuchung über das Vorkommen dauernder Parthenogenesis im Tierreiche bemerke ich, daß natürlich eine lückenlose Darstellung des gesamten Tatsachenmaterials nicht beabsichtigt ist. Eine monographische Bearbeitung der tierischen Parthenogenesis gibt es nicht. Die älteren Befunde sind, wie es scheint, ziemlich vollständig bei Taschenberg (1892) zusammengestellt. Die neueren Übersichten, wie die in den Lehr- und Handbüchern, oder die von Phillips (1903), Fasten (1912) und Anderen sind sehr unvollständig. Ich bin durchgehends auf die zum Teil sehr verstreute Originalliteratur zurückgegangen und bemüht gewesen, nichts Wichtiges zu übersehen und wenigstens das einwandfrei Festgestellte ohne Ausnahme zu berücksichtigen. Doch sind, soweit es der Zusammenhang wünschenswert machte, und um Vor-

arbeit für eine künftige Monographie der tierischen Parthenogenesis, die recht erwünscht wäre, zu leisten, auch unsichere Angaben gelegentlich mit angeführt, immer aber als solche gekennzeichnet und für Schlußfolgerungen nicht mit verwertet worden.

Der botanische Leser sei daran erinnert, daß die Zoologen unter Heterogonie die regelmäßige Aufeinanderfolge von einer bisexuellen und einer oder mehrerer parthenogenetischen Generationen verstehen. Wenn aus parthenogenetischen Eiern nur Männchen entstehen, so liegt Arrhenotokie (Leuckart 1857) vor; ergeben sich nur Weibchen, so spricht man von Thelytokie (v. Siebold 1871, S. 225); die dritte Möglichkeit, daß beiderlei Geschlechtstiere aus parthenogenetischen Eiern entstehen, heißt Amphoterotokie (Taschenberg 1892, S. 49), gelegentlich wohl auch Gametotokie (diesen Ausdruck gebraucht z. B. Armbruster 1916).

A. *Rotatoria.*

1.

Über die Fortpflanzungsverhältnisse der Rädertiere hat Lange (1913) das bis 1913 Bekannte kritisch zusammengestellt. Einige wichtige Untersuchungen sind später dazu gekommen. Darnach gilt über die Parthenogenesis der Rotatorien etwa das Folgende:

Man kann die Rotatorien nach ihrer Fortpflanzungsweise in drei Gruppen bringen (Lange 1913, S. 259):

1. Die Seisoniden, marine Formen, bei denen die Organisation von Männchen und Weibchen gleich hoch ist, und die sich so gut wie sicher ausschließlich bisexuell vermehren.

2. Die heterogonen Rotatorien, die einen regelmäßigen Wechsel zwischen bisexueller und parthenogenetischer Fortpflanzung aufweisen. Die Männchen zeigen mehr oder weniger weitgehende Rückbildungen im Vergleich zu den Weibchen.

3. Die Bdelloiden, die sich dauernd rein parthenogenetisch vermehren. Männchen sind von ihnen nicht bekannt, und „da es sich hier um eine morphologisch und biologisch sehr gut untersuchte Gruppe handelt, ist auch kaum Aussicht vorhanden, daß jemals hierher gehörige Männchen entdeckt werden“ (Lange 1913, S. 259). Ihre Biologie ist nach dem Erscheinen des Langeschen Referates sehr eingehend von Dobers (1915) untersucht worden.

Für die uns hier interessierende Frage nach dem Vorkommen dauernder Parthogenesis bei Tieren sind natürlich die Bdelloiden von besonderer Bedeutung, aber auch die heterogonen Rotatorien, die ja gewissermaßen den Übergang von den rein bisexuellen zu den rein parthenogenetischen Rädertieren bilden. Wir werden für sie vor allem die Frage zu behandeln haben, ob sie experimentell dazu veranlaßt werden können, die Heterogonie zugunsten einer dauernd parthenogenetischen Fortpflanzung aufzugeben.

2.

Dobers stellt durch Beobachtungen und ausgedehnte Zuchtversuche die Tatsache unwiderleglich fest, daß sich die Bdelloiden in der Tat ausschließlich parthenogenetisch vermehren; er weist auch die Angaben, daß bei einigen Arten doch Dauereier vorkommen sollen, als durchaus ungenügend begründet zurück (S. 106). Ein Zweifel daran, daß wir es hier also mit einer ganzen großen Gruppe, die 13 Gattungen mit etwa 160 Arten umfaßt, zu tun haben, bei der die Vermehrung ausschließlich parthenogenetisch vor sich geht, ist nicht möglich. Dabei kann die Parthenogenesis mit Oviparie wie mit Viviparie verbunden sein und überhaupt eine große Mannigfaltigkeit in fortpflanzungsbiologischer Hinsicht bestehen (Dobers 1915, S. 59ff.).

Wichtig ist besonders eine Feststellung von Dobers. Er fand (1915, S. 104), daß „die Trockenperioden, welche die Bdelloiden unter natürlichen Bedingungen zu überstehen haben, nicht nur, wie bisher angenommen wurde, eine Zeit ungünstiger Außenbedingungen für die davon betroffenen Tiere darstellen. Vielmehr besitzen sie daneben noch eine doppelte Bedeutung als vorläufig in seinem Wesen nicht näher erkannter Stimulus. Einmal nämlich beschleunigen die Trockenperioden das Wachstum der jungen Tiere und tragen überhaupt zu einer günstigen Entwicklung der Individuen, welche die Trockenheit überstanden, bei. Indirekt wird dadurch die Erhaltung der Art begünstigt, indem die Generationsdauer verkürzt wird. Andererseits dienen die Trockenperioden der Arterhaltung indirekt, indem sie, wohl bei allen Arten, die fortpflanzungsfähigen Individuen zu verstärkter Eiablage reizen“[1]). Auch darin zeigte sich der günstige Einfluß der Austrocknung, daß z. B. *Adineta vaga* und *Habrotrocha constricta* bei dauernder Feuchtkultur in Wasser Degenerationserscheinungen zeigten. Einschalten einer Trockenperiode bewirkt Erholung, nach Versuchen mit *Philodina nemoralis*, *Philodina plena*, *Macrotrachela quadricornifera* und *Macrotrachela Ehrenbergii*.

Aus dieser Beobachtung ergibt sich also, daß dauernd gleichmäßige Bedingungen auf die Entwicklung der parthenogenetischen Bdelloiden ungünstig wirken und Depressionszustände hervorrufen, die durch Einschalten von Trockenzeiten behoben werden können[2]). Allerdings gilt das wohl nur für die moosbewohnenden Bdelloiden, nicht für die ausgesprochenen Wasserformen und für pelagische Arten.

Nun ist, wie wir noch sehen werden, von heterogonen Tieren in gewissen Fällen behauptet worden, daß sie bei dauernd gleichmäßigen Bedingungen der Ernährung, Temperatur usw. die Heterogonie aufgeben

---

[1]) Das erinnert daran, daß bei manchen Phyllopoden, wie z. B. bei Apus und Branchipus, die Eier sich erst dann entwickeln können, wenn sie ausgetrocknet gewesen sind (vgl. Morgan 1909, S. 406).

[2]) Vgl. den auf cytologische Untersuchungen an *Philodina roseola* gegründeten Erklärungsversuch von Hickernell 1917.

und zur dauernden Parthenogenesis übergehen, — aber nur für eine gewisse Dauer. Dann treten Störungen ein, die gewöhnlich in kausalen Zusammenhang mit der erzwungenen Dauerparthenogenesis gebracht und als Beweis dafür angesehen werden, daß wenigstens bei den betreffenden Formen die rein parthenogenetische Vermehrung zur Abschwächung und Entartung führe. Aber dieser Schluß ist nicht zwingend. Denn die angeführte Beobachtung von Dobers zeigt, daß die schließlich eintretende Erschöpfung, ohne unmittelbar mit der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise zusammenzuhängen, auf dem ungünstigen Einfluß der dauernden Gleichförmigkeit in den äußeren Lebensbedingungen beruhen kann. Denn bei den Bdelloiden bedarf auch der bei dauernder Parthenogenesis durchaus erhaltungskräftige Organismus zeitweilig wechselnder Lebensbedingungen, um dauernd ungestört gedeihen zu können. Es wird später auf diese Dinge zurückzukommen sein.

Nun fragt es sich, ob wir uns das Auftreten der rein parthenogenetischen Fortpflanzungsweise bei den bdelloiden Rotatorien erklären können[1]). Bastardierung als Ursache fällt ohne weiteres weg, denn es liegen wohl nicht die geringsten Anhaltspunkte dafür vor, daß die Bdelloiden als Bastarde geschlechtlicher Rotatorien aufzufassen seien. Bei der Größe, dem Formenreichtum und der Selbständigkeit der Gruppe kann eine solche Annahme vielmehr als ausgeschlossen gelten.

Sicher dagegen dürfte sein, daß die Parthenogenesis der Bdelloiden als eine sekundäre Erscheinung anzusehen ist; wir müssen also annehmen, daß auch diese Gruppe der Rädertiere ursprünglich bisexuell gewesen ist und sich geschlechtlich vermehrt hat. Angesichts der Tatsache, daß es zahlreiche heterogone Rädertiere gibt, liegt die Vermutung nahe, daß der Übergang von der geschlechtlichen zur parthenogenetischen Vermehrungsweise auf dem Wege über die Heterogonie erfolgt ist. Auch

---

[1]) Hickernell (1917, p. 391) bringt die Parthenogenesis von *Philodina roseola* Ehrenberg in kausalen Zusammenhang mit der regelmäßigen Austrocknung, der die Tiere unterworfen sind, und die immer von einer Erhöhung der Vermehrungsfähigkeit gefolgt wird. „*Philodina* is a parthenogenetic rotifer, and as has been shown is stimulated to reproduce by removal of moisture from its tissues and consequently from the sex cells. It would seem, therefore, that we are dealing with a process which is natural and commonly employed by this parthenogenetic animal as a result of environmental conditions but that the same stimulus can be employed to bring about parthenogenetic development among an entirely different group of animals which reproduce normally by the sexual method. The steps in the two processes are not to be easily compared, yet the initial stimulus is similar and development is the result in both cases.“ Gewiß ist es nicht unmöglich, daß die Austrocknung und ihre Begleiterscheinungen im Einzelfalle parthenogenesis-auslösend oder -befördernd wirken können. Aber daß sie allgemein die habituelle Parthenogenesis der *Bdelloidea* nicht erklären kann, ergibt sich schon daraus, daß nicht alle Bdelloideen austrocknungsfähig sind. Gerade in der Gattung *Philodina* finden sich zahlreiche litorale und selbst pelagische Arten (Dobers 1915, S. 7).

Lange (1913, S. 444ff.) macht diese Annahme. Wenn sie begründet ist, dann müssen sich aus den Fortpflanzungsverhältnissen der heterogonen Rotatorien stützende Tatsachen ausfindig machen lassen. Wir müssen daher einen Blick auf diese werfen.

3.

Die Heterogonie der Rotatorien verläuft ganz ähnlich wie die der Cladoceren. Aus dem dickschaligen Dauerei entwickelt sich ein Weibchen, das Subitaneier ablegt, aus denen ausnahmslos wieder Weibchen entstehen. Diese sind auch parthenogenetisch und erzeugen wiederum fast ausschließlich Weibchen. Mitunter treten vereinzelt Männchen auf, die erst gegen Ende der parthenogenetischen Periode häufiger werden. Der Generationszyklus schließt mit der Befruchtung der Weibchen, da die befruchteten Eier stets zu Dauereiern werden. Je nachdem jährlich ein solcher Kreis durchlaufen wird oder zwei oder mehrere, unterscheidet man monozyklische, dizyklische und polyzyklische Formen, wozu dann die Bdelloiden als azyklische dazukämen.

Von der letzten parthenogenetischen Generation werden also sowohl Männchen wie Weibchen gebildet, und es ist sehr wichtig, daß bei den heterogonen Rotatorien wie bei manchen heterogonen Hymenopteren zweierlei Weibchen da sind: solche, die parthenogenetisch wieder nur Weibchen, und solche die parthenogenetisch nur Männchen hervorbringen. Diese können auch morphologische Verschiedenheiten aufweisen; Lange (1913, S. 275) läßt diese Frage offen. Seitdem hat aber z. B. Montet (1915, p. 346) für *Pedalium mirum* Hudson angegeben, daß die Weibchen, die weibliche Subitaneier legen, durchschnittlich 156,80 μ groß sind, diejenigen, die männliche Subitaneier legen, nur 150,42 μ, und diejenigen, die Dauereier legen 176,32 μ. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß wesentliche Unterschiede zwischen den männchenerzeugenden und den dauereierbildenden Weibchen nicht bestehen können. Denn Dauereier entstehen immer nur durch Befruchtung solcher Eier, die sich ohne Befruchtung zu Männchen entwickelt hätten. Und da aus Dauereiern stets Weibchen hervorgehen, so ist es also genau so wie bei der Biene: unbefruchtete Eier ergeben Männchen, befruchtete Eier werden zu Weibchen. Der Unterschied gegenüber der Biene besteht nur darin, daß bei den Rotatorien rein thelytoke Generationen zwischengeschaltet sind, deren Eier bei Parthenogenesis stets Weibchen ergeben.

In der letzten parthenogenetischen Generation kommen also thelytoke und arrhenotoke Weibchen nebeneinander vor. Es ist bemerkenswert, daß beiderlei Weibchen von den Männchen begattet werden (Maupas 1890 für *Hydatina senta*; Whitney 1913 für *Asplanchna*). Befruchtet werden dabei aber nur die Eier, die sich in den arrhenotoken Weibchen befinden, was sich daraus ergibt, daß der Prozentsatz von weiblichen Subitaneiern, den begattete Weibchen legen, gerade so groß

ist wie der, den unbegattete Weibchen liefern. Notwendig zur Auslösung der Eiablage ist also bei den arrhenotoken Weibchen der Begattungsvorgang nicht; dieser erfolgt wohl nur, weil die Männchen die beiderlei Weibchensorten nicht voneinander unterscheiden[1]. Wichtig ist diese Beobachtung besonders insofern für unsere Frage, als sie zeigt, daß aus dem Stattfinden einer Begattung nicht ohne weiteres auf Fehlen von Parthenogenesis geschlossen werden darf.

Bei der großen Analogie zur Biene, die in der letzten parthenogenetischen Generation der Rädertiere vorhanden ist, wird man auch zytologisch ein gleiches Verhalten in beiden Fällen erwarten. Das trifft auch wohl zu, wenn auch weitere Untersuchungen verschiedener Rotatorien erwünscht sind. Doncaster (1914, p. 508; hier die weitere zytologische Literatur) faßt als Ergebnis der zytologischen Befunde zusammen: „In Rotifers as in Hymenoptera, the female probably has the diploid, the male the haploid number of chromosomes." Wir müssen demnach annehmen, daß die thelytok parthenogenetischen Weibchen diploid sind und unreduzierte Eier ausbilden. Findet die Reduktion statt, so entsteht ein haploides Ei, das bei parthenogenetischer Entwicklung sich subitan zu einem Männchen, nach Befruchtung sich zu einem Dauerei entwickelt. Das ist z. B. für *Asplanchna*, *Hydatina senta* und *Brachionus pala* bewiesen (Whitney 1916, p. 52). Entwicklungsunfähige, oder wie es wohl richtiger ist zu sagen, befruchtungsbedürftige Eier werden also bei den Rotatorien überhaupt nicht gebildet. Die Eier sind aber von zweierlei Art: haploid oder diploid. Aus ersteren entstehen Männchen, aus letzteren Weibchen. Und zwar sind dreierlei Sorten von Weibchen zu unterscheiden:

1. rein thelytok parthenogenetische, die vermutlich diploid im Soma sind und ohne Reduktion diploide Eier liefern, aus denen wieder thelytok parthenogenetische Weibchen hervorgehen.

2. thelytok parthenogenetische Weibchen, die wohl ebenfalls diploid im Soma sind, und die zweierlei Arten von Eiern liefern: solche, aus denen männchenerzeugende Weibchen, und solche aus denen weibchenerzeugende Weibchen hervorgehen. Was zytologisch bei den Reifungsteilungen dieser Eier vor sich geht, ist noch zu erforschen. Shull (1912; cit. nach Shull and Ladoff 1916, p. 159) vermutet „the failure of some chromosome to divide".

3. arrhenotok parthenogenetische Weibchen, die bei der Ovogenese die Reduktionsteilung durchführen und also haploide Eier liefern, aus denen, wenn sie nicht befruchtet werden, Männchen entstehen, die aber, wenn sie befruchtet werden, zu Dauereiern werden, aus denen wieder Weibchen der ersten Kategorie hervorgehen. Vermutlich sind auch diese arrhenotok parthenogenetischen Weibchen diploid im Soma; sie würden

[1] Sie kopulieren übrigens auch mit Männchen und spritzen sich gegenseitig Sperma ein (Whitney 1913, p. 320).

aber, falls die Vermutung von Shull zutrifft, weniger Chromosomen haben als die Weibchenerzeugerinnen. Shull und Ladoff machen (1916, p. 159) darauf aufmerksam, daß Whitney 1909 tatsächlich eine „apparent variability of the number of chromosomes" gefunden habe (bei *Hydatina senta*).

Ob in allen Zyklen alle drei Sorten von Weibchen vorkommen oder bei einigen die erste fehlt, so daß sofort das aus dem Dauerei hervorgehende Weibchen zur Mutter der Männchenerzeugerinnen werden kann, steht nicht fest. Meistens sind wohl alle drei Kategorien da. Auch bedarf es noch der genauen Feststellung, ob die erste und die zweite Gruppe von Weibchen wesensverschieden sind, oder ob es die Umstände entscheiden, ob ein Weibchen der ersten Gruppe lediglich thelytok parthenogenetische Nachkommen ergibt, oder aber neben thelytok parthenogenetischen auch arrhenotok parthenogenetische. Jedenfalls wird über das Schicksal der Eier noch in der Mutter entschieden. „Male-production is either caused or prevented at some time within the growth and maturation period of every parthenogenetic egg. When an egg has passed its maturation stages, the fate of the female which will hatch from that egg is sealed. She will be either a male-producer or a female-producer, according as one or another series of events has taken place in growth or maturation, and her nature is no longer subject to alteration" (Shull and Ladoff 1916, p. 158). Damit stimmen auch die experimentellen Ergebnisse von Lina Moro an *Brachionus pala* überein (vgl. Whitney 1916, p. 50). Sie hat gefunden, daß die Einwirkung von Eisenchlorid in einer Lösung von M/12000 parthenogenetische Weibchen der genannten Spezies veranlaßt, männchenerzeugende Weibchen hervorzubringen. Das Eisenchlorid wirkt auf das Ei, wenn es noch in der Mutter ist; nachdem es einmal abgelegt ist, kann es durch die Lösung nicht mehr gezwungen werden, sich statt zu einem Weibchen-erzeugenden zu einem Männchenerzeugenden Weibchen zu entwickeln.

4.

Der Übergang von der Heterogonie zur dauernden Parthenogenesis wäre, wie die vorstehende Übersicht über die heterogonischen Zyklen ergibt, bei den Rädertieren in einfacher Weise durch Ausschaltung der männchenbildenden Weibchen zu erreichen. Dann blieben nur die rein thelytoken Weibchen übrig, die auch nur thelytoke Nachkommenschaft erzeugten. Es fragt sich, ob Anhaltspunkte dafür vorliegen, daß eine solche Ausschaltung möglich ist. Im engsten Zusammenhang damit steht die Frage, wodurch bei den heterogonen Formen der Zyklus bedingt wird.

Diese Frage wird aber verschieden beantwortet. Lange, der (1914, S. 429ff.) die einschlägigen Arbeiten kritisch bespricht, kommt (S. 439) zu dem Schlusse: „Hauptergebnis der Beobachter und Experimentatoren

ist jedenfalls dies, daß die dem Fortpflanzungsmodus der Rädertiere zugrunde liegenden Ursachen weit verwickelterer Natur sind, als sich beispielsweise Maupas und Nussbaum vorgestellt haben." In der Tat läßt sich den vorhandenen Angaben Sicheres noch nicht entnehmen, und es ist daher begreiflich, daß die Ansicht im allgemeinen bevorzugt wird, die in „inneren erblichen" Ursachen das den heterogonen Zyklus Bedingende erblickt, und diejenige weniger Anhänger findet, die in bestimmten Außenfaktoren das Veranlassende sieht.

Die erstere Ansicht wird z. B. von Lauterborn vertreten, der sie dahin formuliert (1913, S. 490): „Der Eintritt der Geschlechtsperiode hängt bei den Rotatorien nicht von unmittelbar und direkt einwirkenden äußeren Ursachen ab, sondern ist in erster Linie im jeweiligen Entwicklungsgang der einzelnen Arten begründet und wird nur sekundär durch äußere Faktoren modifiziert. Wir hätten uns also vorzustellen, daß die Fähigkeit zur parthenogenetischen Fortpflanzung keine unbeschränkte ist, sondern nach Ablauf einer bestimmten, bei den verschiedenen Arten wechselnden Zahl von Generationen erlöscht. Es stellt sich dann eine Art Befruchtungsbedürfnis ein, vergleichbar dem Kopulationsbedürfnis der Infusorien nach einer längeren Reihe ungeschlechtlicher Teilungen. Dieser physiologische Depressionszustand tritt auch morphologisch in gewissen Veränderungen des Ovars, sowie im Auftreten der kleinen Männcheneier in Erscheinung. Erst die Befruchtung stellt den ursprünglichen Zustand wieder her." Auch Lange nimmt an, daß „der Generationszyklus der Rädertiere in der Hauptsache durch einen inneren Rhythmus verursacht" werde (1914, S. 436). „Demzufolge stellt sich nach längerer Zeit parthenogenetischer Fortpflanzung ein innerer Zustand ein, der bisexuelle Fortpflanzung verursacht." Und zur Begründung führt er ganz allgemein an: „Daß längere Zeit andauernde Parthenogenese bzw. ungeschlechtliche Vermehrung schließlich irgendwelche Degenerationserscheinungen hervorruft, ist eine weitverbreitete, wenn nicht allgemeine Erscheinung, der der Organismus durch bisexuelle Fortpflanzung oder Konjugation zu entgehen sucht. Ich würde mich wundern, wenn er sich hierzu nicht aus eigenen Mitteln eine Art selbsttätig wirkenden Ventils geschaffen hätte, eben in der Form eines inneren Rhythmus, der ihn zwingt, auf einer bestimmten erreichten Stufe der Erschöpfung in die kräftigende Form der Fortpflanzung überzugehen" (1914, S. 439).

Die andere Ansicht wird vor allem von Whitney und Shull vertreten und von ersterem kurz so formuliert (Whitney 1915, p. 51): „The general conclusion drawn is that whenever the general cultural conditions are constant and uniform, whether they refer to nutrition or to temperature, only female-producing females are produced; but when the cultural conditions are suddenly changed by the disappearance of an abundant diet or by rise or fall in the temperature, male-producing females are produced at once."

Ganz schroff stehen sich übrigens die beiden verschiedenen Auffassungen insofern nicht gegenüber, als die Vertreter der Theorie des inneren Rhythmus doch den äußeren Faktoren einen gewissen „modifizierenden“ Einfluß zugestehen, die Vertreter der Theorie der äußeren Bewirkung aber inneren Faktoren nicht alle Bedeutung absprechen.

Die Entscheidung für die eine oder die andere Auffassung wird dadurch sehr erschwert, daß noch verhältnismäßig sehr wenig experimentelle Erfahrungen vorliegen. Vor allem sind die einschlägigen Versuche fast nur an *Hydatina senta* angestellt worden, einige wenige auch an *Asplanchna* und *Brachionus pala* (Moro, vgl. Whitney 1916), und es ist natürlich mißlich, ihre Ergebnisse ohne weiteres zu verallgemeinern. Es ist gar nicht unwahrscheinlich, daß, wenn mehr Erfahrungen an zahlreichen Arten von Rädertieren vorliegen werden, es sich herausstellen wird, daß für gewisse Formen die eine Auffassung, für andere die zweite zutrifft.

Nicht anschließen kann ich mich jedenfalls der allgemeinen Begründung, die Lange und Lauterborn für ihren Standpunkt geben, und die oben angeführt wurde, der Ansicht nämlich, daß der Übergang zur bisexuellen Vermehrungsweise bedingt werde durch eine Schwächung infolge lang andauernder Parthenogenesis. Ich werde auf diese theoretisch wichtige Frage später noch zurückkommen und bemerke hier nur, daß es doch eben, wie unsere Untersuchungen ergeben werden, auch im Tierreiche recht viele Fälle dauernder Parthenogenesis bei ungeschwächtem Gedeihen der betreffenden Arten gibt. Innerhalb der Gruppe der Rotatorien selbst liefert dafür ja die ganze Abteilung der Bdelloiden ein schlagendes Beispiel. Man kann also jedenfalls nicht allgemein behaupten, daß dauernde Parthenogenesis zu einem Depressionszustand führen müsse, der durch den Wechsel mit Bisexualität behoben werde. Das schließt natürlich nicht aus, daß bei Formen, die auf den mehr oder weniger regelmäßigen Wechsel zwischen beiderlei Arten der Fortpflanzung eingestellt sind, die Ausschaltung der sexuellen Generationen schädigend wirken kann. Aber wir wissen gar nicht, ob bei denselben Formen nicht ebenso die Ausschaltung der parthenogenetischen Generationen wirken würde, ob mit anderen Worten dauernd erzwungene sexuelle Vermehrung nicht ebenso nachteilig wäre. Darüber liegen bis jetzt weder Beobachtungen noch Versuche vor.

Die ganze Frage spitzt sich, so viel ich sehe, dahin zu: was ruft in den Müttern der männchenerzeugenden Weibchen, also den Großmüttern der Männchen, diejenigen Vorgänge bei der Reifungsteilung der Eier hervor, die einen Teil der Eier dazu bestimmen, sich zu Männchenerzeugerinnen zu entwickeln? Hier muß die zytologische Forschung einsetzen in Zusammenarbeit mit der experimentellen. Es mögen periodisch schwankende innere Zustandsänderungen oder periodisch wechselnde äußere Faktoren sein, durch die diese Vorgänge ausgelöst werden, oder

es mag, was vielleicht das Wahrscheinlichste ist, eine Kombination von beiden eingreifen, d. h. es treten Änderungen in der Reaktionsfähigkeit bei den Weibchen ein, die es bedingen, daß ein auch sonst vorhandener Außenfaktor nun als Reiz einwirkt und die Reifungsvorgänge so beeinflußt, daß sich ein Teil der Eier zu Männchenerzeugerinnen ausbildet, womit der Übergang zur Bisexualität gegeben ist.

Wie dem auch sei, für die uns hier hauptsächlich beschäftigende Frage, ob nämlich ein Übergang von der heterogonischen zur dauernd parthenogenetischen Fortpflanzungsweise denkbar ist, ist es nicht ausschlaggebend, ob die Heterogonie auf einem erblichen inneren Rhythmus beruht oder durch Außenfaktoren bedingt wird. Denn der Übergang ist in beiden Fällen denkbar. Und es lassen sich Anhaltspunkte dafür finden, daß er in der Tat vorkommen kann.

Hierher scheint mir vor allem die Tatsache zu gehören, daß (Lange 1914, S. 268) „im allgemeinen wahrscheinlich nicht alle Weibchen an der Dauereibildung teilnehmen, vielmehr bei den eurythermen Arten auch während und nach der Geschlechtsperiode die parthenogenetische Fortpflanzung bei einer Anzahl von Individuen ungestört weitergeht“. Das kann natürlich darauf beruhen, daß, wie Lange (S. 269) annimmt, die zur Zeit der Geschlechtsperiode nicht befruchteten, sich also auch über die normale Frist der Geschlechtstätigkeit hinaus parthenogenetisch fortpflanzenden Weibchen einen anderen Rhythmus besitzen, auf Grund dessen „sie den übrigen Weibchen um eine kurze Zeit im Eintritt ihrer Geschlechtsperiode gewissermaßen nachhinken“. Es ist aber auch ebensogut möglich, daß sie eine oder mehrere Geschlechtsperioden einfach überschlagen und sich während dieser ganzen Zeit parthenogenetisch vermehren[1]). Gibt man aber diese Möglichkeit zu, und wir werden gleich sehen, daß ihre Annahme durchaus wohlbegründet ist, so ist nicht einzusehen, warum dies Überschlagen der Geschlechtsperiode sich nicht

[1]) Nach Wesenberg-Lund (1898, S. 204) ist es „unrichtig, wenn man glaubt, daß die meisten Rotatorien im Winter nur als Dauerei auf dem Boden der Gewässer leben; ich habe Repräsentanten von den meisten Gattungen unter dem Eise erhalten, nur *Gastroschiza*, *Microdon* und *Pedalion* ganz vermißt. Einige Gattungen treten im Winter viel zahlreicher auf als im Sommer (*Notholca*). Überall ist die Vermehrung im Winter ausschließlich parthenogenetisch und zwar sehr kräftig bei *Brachionus*, *Anuraea*, *Polyarthra*, *Triarthra*, *Plerodinidae*, *Philodinidae* [welch letztere zu den *Bdelloidea* gehören. W.] u. a.; bei anderen scheint es mir, als ob die parthenogenetische Vermehrung sehr langsam vor sich geht, und dennoch sind solche Rotatorien sehr zahlreich unter dem Eise.“ Ferner berichtet er (l. c., S. 206), daß durchaus nicht immer nach einer sexuellen Periode Dauereier auftreten; vielmehr gebe es Teiche, „wo die Anuraeen, Brachionen und *Polyarthra* im Oktober eine normal sexuelle Periode mit zahlreichen Männchen hatten, wo aber die Bildung von Dauereiern ganz ausblieb“. Solche Beobachtungen scheinen darauf hinzudeuten, daß auch bei den heterogonen Rädertieren die Dauereibildung nicht allenthalben die Bedeutung hat, die man ihr zuschreibt, und daß ihre Ausschaltung aus dem Entwicklungszyklus auch unter natürlichen Verhältnissen gar nicht so selten erfolgt.

innerhalb derselben Linie wiederholen und so zur Dauerparthenogenesis führen sollte.

Für diese Annahme läßt sich nun ins Feld führen, daß es in der Tat bei manchen heterogonen Arten gelingt, lange Zeit hindurch die sexuellen Generationen ganz auszuschalten. So hat z. B. Punnett (1906) bei *Hydatina senta*, von isolierten parthenogenetischen Weibchen ausgehend, in einem Falle durch 55 Generationen mit 178 Nachkommen, in einem anderen durch 24 Generationen mit 262 Nachkommen, und in einem dritten durch 73 Generationen mit 304 Nachkommen immer nur Weibchen, niemals auch nur ein einziges Männchen erhalten. „I have no desi.e to ignore the possibility that such strains may eventually ‚break' and give rise to some arrenotokous females. Since, however, this has not occurred in my experiments the evidence for regarding them as I have done is very strong" (l. c., p. 227). Punnett meint, daß es bei *Hydatina* neben heterogonen Linien solche gäbe, die die Tendenz hätten, nur weibchenerzeugende Weibchen zu liefern. Diese Auffassung wird wohl nicht mit Unrecht bestritten (vgl. Lange 1914, S. 432). Aber seine Versuchsergebnisse zeigen doch unwiderleglich, daß es möglich ist, Angehörige einer typisch heterogonen Art durch eine sehr große Anzahl von Generationen hindurch rein parthenogenetisch zu vermehren.

Das geht denn auch aus verschiedenen Versuchen von Whitney und Shull hervor, deren Ergebnisse Lange (1914, S. 433) zusammengefaßt hat. Sie beziehen sich ebenfalls auf *Hydatina senta*, und für unsere Frage ist besonders wichtig die Feststellung, daß die Gegenwart gewisser in Wasser gelöster Stoffe die Zahl der männchenerzeugenden Weibchen bis auf Null herunterbringen kann, und daß sich bei lange fortgesetzter Parthenogenesis die Zahl der männchenerzeugenden Weibchen wohl in den meisten Stämmen von *Hydatina* verringert. Nach Whitney (1915, p. 51) hat dann L. Moro bei *Brachionus pala* gleiches gefunden: bei gleichbleibenden und gleichmäßigen Ernährungs- und Temperaturverhältnissen werden ausschließlich thelytok parthenogenetische Weibchen hervorgebracht. Freilich geht dabei offenbar die Fähigkeit, Männchenerzeugerinnen zu bilden, nicht verloren, da bei plötzlicher Herabsetzung der Nahrungszufuhr oder bei Temperaturschwankungen „male-producing females are produced at once".

Auch ist noch nicht sicher, ob bei den heterogonen Rädertieren wirklich auf die Dauer die ausschließlich parthenogenetische Fortpflanzungsweise ohne Schädigungen ertragen wird. Es liegen Angaben vor, wonach das nicht der Fall ist. Whitney (1912 a) fand, daß bei *Hydatina senta* sich die Parthenogenesis in einem Falle durch 384, in einem anderen durch 546 Generationen fortsetzen konnte, aber zu einer zunehmenden Schwächung und schließlichem Absterben der Rasse führte. Veränderung der Ernährungsverhältnisse und der Temperatur waren nicht imstande, eine Kräftigung der erschöpften Rassen zu bewirken, die aber eintrat,

wenn zwei erschöpfte Rassen miteinander gekreuzt wurden. Einschaltung einer Befruchtung innerhalb der geschwächten Linie selbst bewirkte nur eine geringe Kräftigung (Whitney 1912 b). Und Shull (1915 a) fand, daß bei manchen Linien von *Hydatina senta* auch unter anscheinend gleichförmigen Außenbedingungen eine ziemlich regelmäßige Periodizität in der Männchenerzeugung nachweisbar ist, „which must be due to internal factors" (l. c., p. 193.)

Alles in allem muß man wohl sagen, daß die Untersuchungen noch nicht ausgedehnt und eindeutig genug sind, um schon ein sicheres Urteil zu erlauben. Sicher ist, daß sich manche Formen sehr lange rein thelytok parthenogenetisch erziehen lassen, und wenn auch bei ihnen schließlich eine zum Absterben führende Schwächung eintritt, so ist noch nicht bewiesen, daß diese kausal mit der parthenogenetischen Vermehrungsweise zusammenhängt. Es mag wohl sein, daß es innerhalb der offenbar recht zusammengesetzten Population der *Hydatina senta* Linien gibt, die eine dauernd parthenogenetische Fortpflanzungsweise ohne Schwächung vertragen.

Jedenfalls läßt sich den bisher vorliegenden Befunden weder ein strenger Beweis für, noch ein strenger Beweis gegen die Annahme entnehmen, daß die rein parthenogenetischen Bdelloiden sich aus heterogonen Rotatorien durch Verlust der sexuellen Formen entwickelt haben. Diese Annahme ist aber deswegen kaum zu umgehen, als es sicher ist, daß die Parthenogenesis eine sekundäre Erscheinung ist, der ohne Zweifel der bisexuelle Zustand vorausgegangen sein muß. Unentschieden bleibt bis auf weiteres nur, ob bei den noch jetzt sich heterogonisch fortpflanzenden Rädertieren etwa die Tendenz vorhanden ist, ebenfalls zur dauernden Parthenogenesis überzugehen, wie Lange meint, wenn er (1914, S. 445) sagt, „daß sich die heterogonen Rädertiere gegenwärtig auf einem Stadium befinden, das man als progressive Parthenogenese bezeichnen kann. Die sekundäre Parthenogenese wäre hiernach als der ökonomische Endzustand anzusehen, dem die Entwicklung der Rädertierfortpflanzung zustrebt." Er befindet sich damit freilich einigermaßen im Gegensatz zu seiner Anschauung, daß dauernde Parthenogenesis Degenerationserscheinungen bedinge, eine Ansicht, die wir aber, wie erwähnt, nicht teilen können.

Wodurch die Bdelloiden im Verlaufe ihrer Entwicklung veranlaßt wurden, die bisexuelle oder heterogone Fortpflanzung zugunsten der dauernd parthenogenetischen aufzugeben, dafür lassen sich schwer Anhaltspunkte finden. Nach den Versuchen an heterogonen Rotatorien könnte man an einen Einfluß äußerer Faktoren denken, etwa in dem Sinne, daß deren dauernde Gleichförmigkeit maßgebend geworden sei. Indessen leben ja gerade die meisten Bdelloiden nicht unter dauernd gleichförmigen äußeren Bedingungen; es wechseln im Gegenteil für sie Zeiten großer Trockenheit mit solchen periodisch ab, in denen Wachstum und Ver-

mehrung gut und rasch vor sich gehen können, und wir haben gesehen, daß dieser periodische Wechsel sogar für sie eine Bedingung kräftigen und dauernden Gedeihens ist. Andererseits leben von allen Rotatorien gewiß die marinen Seisoniden unter den gleichförmigsten äußeren Bedingungen: sie aber haben die rein bisexuelle Vermehrung beibehalten. Das legt die Annahme nahe, daß Ungleichförmigkeit der äußeren Umstände den Übergang von Bisexualität zur Heterogonie veranlaßt haben mag. Es mag auch sein, daß der Übergang von Heterogonie zur Parthenogenesis wenigstens für manche heterogonen Formen erfolgen kann, wenn wieder Gleichförmigkeit der Lebensbedingungen eintritt. Für die *Bdelloidea* ist das aber nicht wahrscheinlich, und es muß für sie unentschieden bleiben, was bei ihnen zur ausschließlich parthenogenetischen Vermehrung geführt hat.

B. *Nematodes.*

1.

Die Fadenwürmer waren ursprünglich wohl alle ohne Zweifel bisexuell wie es die meisten von ihnen noch heute sind. Eine große Anzahl von freilebenden Nematoden ist aber hermaphroditisch, und einige Arten sind auch rein parthenogenetisch geworden. Hermaphroditismus und Parthenogenesis sind „eigentümlicherweise bei Landnematoden am häufigsten, bei Süßwasserformen schon seltener und für marine Arten noch in keinem Falle nachgewiesen. Bei letzteren sind die Männchen im allgemeinen ebenso häufig wie die Weibchen, was bei den meisten zweigeschlechtlichen Land- und Süßwassernematoden nicht der Fall ist. Man könnte annehmen, die Ursache für diese Erscheinung läge darin, daß bei terrikoler Lebensweise das Sichaufsuchen der Geschlechter schwierig sei und allzusehr vom Zufälligen abhänge; doch scheint dies nicht den Tatsachen zu entsprechen, da ja beispielsweise viele fäulnisbewohnende Rhabditiden in Unmengen gehäuft vorkommen und doch sehr oft hermaphroditisch und parthenogenetisch sich vermehren“ (Steiner 1917, S. 201). Es ist auffällig, daß bei den Rotatorien die Verhältnisse ganz ähnlich liegen: die marinen Formen sind rein bisexuell geblieben, die Süßwasserformen im allgemeinen heterogon und die terrikolen Bdelloiden sind parthenogenetisch geworden.

In den allermeisten Fällen sind es bei den Nematoden die Weibchen, die hermaphroditisch geworden sind, indem sie die Befähigung erlangt haben, in einem Teile der Gonaden Spermatozoen neben den Eiern auszubilden. Äußerlich haben sie die weibliche Körperform durchaus beibehalten. Sie sind proterandrisch und autogam; Männchen treten bei ihnen immer in sehr viel geringerer Individuenzahl als Weibchen auf, bei manchen Arten entstehen überhaupt keine mehr (z. B. bei *Rhabditis gurneyi*). Auch wo noch Männchen gebildet werden, haben sie den sexuellen

Instinkt größtenteils verloren. Das wies MAUPAS (1900) dadurch nach, daß er hermaphroditische Weibchen, nachdem sie ihren selbsterzeugten Spermavorrat verbraucht hatten und demzufolge nur noch unbefruchtete nicht entwicklungsfähige Eier ablegten, mit Männchen zusammenbrachte: nur in ganz wenigen Fällen ging eine erfolgreiche Begattung von statten, so z. B. bei *Rhabditis marionis* MAUPAS (MAUPAS 1900). Übrigens sind auch die Weibchen des in *Lumbricus terrestris* schmarotzenden *Rhabditis pellio* BÜTSCHLI non SCHNEIDER hermaphroditisch und autogam; auch bei dieser Art kommen Männchen ohne sexuellen Instinkt vor, aber auch einige scheinbar noch echt bisexuelle Weibchen, die sich nur bei Gegenwart der Männchen vermehren (JOHNSON 1913).

Zweifellos ist bei allen diesen Arten, auch wenn Männchen vorhanden sind, die Vermehrungsweise unter natürlichen Verhältnissen dauernd autogam-hermaphroditisch. POTTS (1910) hat z. B. *Diplogaster maupasi* POTTS durch 46 Generationen bei reiner Selbstbefruchtung erzogen, ohne daß die geringsten Spuren irgendwelcher Schwächung sich gezeigt hätten. Und dabei kommen bei dieser Art wechselweise mit Generationen, die nur hermaphroditische Individuen umfassen, solche vor, die bis zu 30% Männchen enthalten. Allerdings sind diese immer sexuell inaktiv.

Wir sehen hier also, wie die Bisexualität gewissermaßen stufenweise verloren geht, um Hermaphroditismus und Autogamie Platz zu machen.

2.

Für unser Problem ist es nun ganz besonders lehrreich, daß sich ein ebensolcher stufenweiser Übergang vom Hermaphroditismus zur Parthenogenesis beobachten läßt. Es gibt eine Anzahl von Arten, bei denen die Weibchen in den Gonaden kein Sperma mehr ausbilden können, und bei denen die Männchen, wie bei den hermaphroditischen Arten, entweder sehr selten sind oder ganz fehlen. Das sind *Rhabditis schneideri*, *Cephalobus dubius*, *Cephalobus lentus*[1]), *Plectus cirrhatus*, *Aphelenchus agricola*, *Alaimus thamugadi* und *Macrolaimus crucis* nach MAUPAS (1900, p. 612), und *Rhabditis aberrans* nach KRUEGER (1913). MAUPAS hat von den genannten Arten nie Männchen gesehen, ist aber (l. c., p. 613) sehr geneigt „à admettre leur existence", und führt auch an, daß DE MAN die Männchen von *Plectus cirrhatus* beschrieben und abgebildet habe. Allerdings seien sie sehr selten. Auch MICOLETZKY (1914, S. 390) hat von dieser Art niemals Männchen gesehen, dagegen scheint sie STEFANSKI (1914, p. 45) im Genfer See gefunden zu haben. Bei allen diesen Arten erfolgt die Fortpflanzung ausschließlich parthenogenetisch, und es muß als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß sich noch andere freilebende Nematoden finden werden, für die dasselbe gilt.

---

[1]) Diese Art fand MICOLETZKY (1916, S. 65 Anm. 1) in der Bukowina im zweigeschlechtigen Zustand.

Für die Entstehung der Parthenogenesis wären hier zwei Wege denkbar: sie könnte unmittelbar aus der Bisexualität oder aber auf dem Umwege über den Hermaphroditismus entstanden sein. Man kann als sicher annehmen, daß der zweite Weg eingeschlagen worden ist, da es alle Übergänge von der zweigeschlechtigen zur hermaphroditischen Fortpflanzung und von dieser zur parthenogenetischen gibt. Maupas (1900, p. 613) läßt beide Möglichkeiten offen, neigt aber zu der Annahme, daß die parthenogenetischen Spezies sich aus hermaphroditischen entwickelt haben. Dazu bestimmt ihn vor allem eine Beobachtung, die er an *Diplogaster minor* Maupas machte. Diese Art ist rein hermaphroditisch geworden, Männchen finden sich bei ihr überhaupt nicht mehr. Auch bei ihr ist aber die Zahl der in den Weibchen entstehenden Spermatozoen nicht groß genug, um alle Eier zu befruchten. Während aber andere hermaphroditische Arten, bei denen das auch zutrifft, dann nur noch unbefruchtete bald zerfallende Eier ablegen, legt *Diplogaster minor* nach Erschöpfung seines Spermavorrates unbefruchtete Eier ab, die sich großenteils bis zur Morula entwickeln. „Ces oeufs, bien certainement non fécondés et qui cependant se sécrètent une coque régulière complète et ensuite peuvent traverser les premiers stades de la segmentation, me semble-t-il, doivent être considérés comme des oeufs en voie d'évolution parthénogénétique. Lorsque la parthénogénèse se développe chez une espèce, elle n'y apparaît bien certainement pas brusquement et tout d'une pièce. Elle doit s'y réaliser graduellement, d'abord en produits imparfaits, comme les oeufs que nous venons d'étudier. Il est encore probable qu'elle apparaît et se développe surtout, sinon toujours, chez des espèces protérandriques autogames.“ (Maupas 1900, p. 553.)

Noch weit deutlicher aber zeigt den Übergang vom Hermaphroditismus zur Parthenogenesis die von Krueger (1913) beschriebene und untersuchte *Rhabditis aberrans*, deren Verhalten in mehrfacher Hinsicht von ganz besonderer Bedeutung ist. Die Art ist freilebend und kommt in feuchter Walderde vor; die Zahl der Männchen beträgt durchschnittlich 4 auf 10000 Weibchen. Nur einmal traten in einer Kultur unter 2026 Individuen 32 Männchen auf, die aber, wie alle anderen Männchen der Art, nie Begattungsversuche machten und den sexuellen Instinkt vollkommen verloren hatten. Die äußerlich wie Weibchen ausgebildeten Individuen sind hermaphroditisch; in ihnen entstehen, und zwar zu Beginn der Geschlechtsreife, Spermien, die sich im Receptaculum seminis ansammeln und, wenn die Eier durch dieses wandern, in sie eindringen. Soweit verläuft äußerlich alles genau so wie bei den von Maupas untersuchten hermaphroditischen Arten. Bei *Rhabditis aberrans* aber findet trotz dieser scheinbaren Autogamie rein parthenogenetische Entwicklung des Eies statt. Denn das in das Ei eingedrungene Spermium degeneriert innerhalb des Eiplasmas und wird resorbiert, ohne daß eine Kernverschmelzung mit dem Eikern zustande käme.

Diese Beobachtung gibt uns auf zoologischem Gebiete eine vollkommene Analogie zu dem von Pace (1913) auf botanischem Gebiete bei *Zephyranthes texana* beschriebenen Fall. Bei dieser Amaryllidacee dringt der Spermakern auch in das Ei ein, aber er vereinigt sich nicht mit dessen Kern. Das Ei entwickelt sich vielmehr parthenogenetisch weiter zum Embryo. Bei der Makrosporenbildung unterbleibt die Reduktionsteilung, das Ei ist daher diploid, und bei *Rhabditis aberrans* gilt das gleiche: das Ei macht nur eine einzige und zwar äquale Richtungsteilung durch.

Man hat das Verhalten von *Zephyranthes texana* als „ziemlich sicheres Beispiel einer durch einen von außen kommenden Reiz induzierten Apogamie“ (Ernst 1918, S. 398) angesehen, wobei „der letzte Anstoß zur Entwicklung der diploiden Zelle vom Pollenschlauch oder seinem in Embryosack und Eizelle entleerten Inhalt ausgehen“ soll. So liegt es natürlich auch nahe, für *Rhabditis aberrans* anzunehmen, daß der Anstoß zur parthenogenetischen Entwicklung des Eies gegeben werde durch das eindringende Spermium. Das trifft indessen nicht zu. Denn Krueger konnte feststellen, „daß auch solche Eier sich völlig normal entwickeln können, in die kein Spermium eingedrungen war“ (1913, S. 118). Für *Zephyranthes texana* ist es durch den Versuch nicht sichergestellt, ob die Bestäubung zur Auslösung der Parthenogenesis nötig ist. Man wird aber nach der Beobachtung Kruegers an *Rhabditis aberrans* den Fall nicht mehr als „ziemlich sicheres“ Beispiel für induzierte Parthenogenesis anführen können, es im Gegenteil für durchaus wahrscheinlich hinstellen müssen, daß auch hier das Eindringen des Spermakerns in das Ei nicht zur Entwicklungserregung erforderlich ist.

So stellt also *Rhabditis aberrans* eine Nematodenform dar, die offenbar noch vor — phylogenetisch gesprochen — nicht allzulanger Zeit zur Parthenogenesis übergegangen ist, und die uns durch ihr Verhalten noch den Weg deutlich zeigt, den sie dabei beschritten hat: über den Hermaphroditismus als Zwischenstadium. Die nächste Stufe wäre die, daß überhaupt kein Sperma mehr in den hermaphroditischen Weibchen gebildet wird, und das ist bei den von Maupas untersuchten Arten in der Tat auch der Fall. Wir können hier also den Entwicklungsgang der Parthenogenesis stufenweise ziemlich genau verfolgen, und für unsere Fragestellung ergibt diese vergleichende Betrachtung der freilebenden Nematoden, daß bei dieser Tiergruppe eine ganze Anzahl von Arten vorhanden ist, die sich dauernd nur parthenogenetisch vermehren, und bei denen die parthenogenetische Fortpflanzungsweise allmählich sich aus der sexuellen auf dem Wege über Hermaphroditismus und Autogamie herausgebildet hat.

C. *Hirudinea.*

Whitman (1878) hatte für die Hirudineenspezies *Hemiclepsis marginata* O. F. Müller parthenogenetische Fortpflanzung behauptet, sie

aber später selbst wieder bezweifelt (1880). Nun hat Brumpt (1900) durch Zuchtversuche mit isolierten Weibchen ausdrücklich festgestellt, daß sie, unbefruchtet, keine entwicklungsfähigen Eier ablegen. Seine Versuchsobjekte waren, außer *Hemiclepsis marginata*, Weibchen von *Glossosiphonia complanata* L., *Helobdella stagnalis* L., *Piscicola geometra* L., *Herpobdella octoculata* L. und *Herpobdella atomaria* Carena.

D. *Annelida*.

Der einzige Fall von Parthenogenesis unter den Gliederwürmern, der einigermaßen gesichert erscheint, betrifft die Gattung *Dinophilus*, die in der biologischen Literatur viel als Beispiel für progame Geschlechtsbestimmung angeführt wird, da bei ihr männliche und weibliche Eier von verschiedener Größe vorkommen. de Beauchamp (1910) stellte durch Zuchtversuche fest, daß die Eier von *Dinophilus Conklini* Nelson sich parthenogenetisch zu entwickeln vermögen. Aber „la parthénogenèse ne peut se poursuivre que pendant un nombre très restreint de générations, trois ou quatre, semble-t-il“ (l. c., p. 740). Dann treten Störungen auf, Verlangsamung und schließlich Stillstand der Entwicklung. Die Parthenogenesis „ne peut que suppléer pendant quelques générations à l'absence des mâles et entraîne en se prolongeant la dégénerescence de la lignée“. Sie erscheint hier also als Aushilfserscheinung beim Fehlen von Männchen, und da diese sehr viel seltener vorkommen als die Weibchen und so klein und schwächlich sind, daß nach de Beauchamp eine Begattung beinahe unmöglich erscheint, so mag sie auch unter natürlichen Verhältnissen als Aushilfe tatsächlich benutzt werden. Natürlich ist es gut möglich, daß damit ein Weg zur Entstehung dauernder Parthenogenesis gegeben wäre.

Vielleicht verhalten sich auch andere Arten der Gattung ähnlich. Shearer (1912, p. 330) hat *Dinophilus gyrociliatus* untersucht. Die Art ist bisexuell, und es findet normalerweise die Befruchtung regelmäßig statt. Und zwar dringen die Spermatozoen schon in die ersten Entwicklungsstadien der Keimzellen ein, ohne daß sie zunächst mit dem weiblichen Kerne verschmölzen. Weiterhin kommt es dann durch eigenartige Teilungsvorgänge der Kerne dazu, daß Ovogonien entstehen, die einen männlichen Kern enthalten, und solche, die keinen mitbekommen. Letztere liefern die kleinen Eier, die sich parthenogenetisch zu Männchen entwickeln, erstere die großen Eier, aus denen nach geschehener Kernverschmelzung die Weibchen entstehen. Das wäre also eine eigentümliche Art arrhenotoker Parthenogenesis, die im natürlichen Entwicklungsgange regelmäßig auftritt. Nun gibt aber Shearer auch an, daß die weiblichen Eier sich ebenfalls parthenogenetisch zu entwickeln vermöchten, wenn die Befruchtung unmöglich gemacht wird „by cutting out the male eggs from the capsules, inside of which they have been deposited in company

with the female eggs". Auch in diesem Falle sollen aus den Eiern Weibchen hervorgehen, die wieder zweierlei Eier von verschiedener Größe, kleine männliche und größere weibliche, erzeugen. Da die operative Entfernung der Männcheneier aus der Eikapsel sehr schwierig ist, hält SHEARER selbst seine Ergebnisse nicht für ganz sicher und sagt: „I feel considerable doubt if parthenogenetic development ever takes place." Aber auch abgesehen davon sind seine Angaben widerspruchsvoll und zum Teil unklar, so daß weitere Untersuchungen abgewartet werden müssen.

E. *Ostracoda*[1]).

1.

Daß bei Muschelkrebsen Parthenogenesis vorkommt, wurde 1880 gleichzeitig von W. MUELLER und von WEISMANN entdeckt. MUELLER stellte fest, daß isoliert aus dem Ei aufgezogene Weibchen von *Eucypris ornata* MÜLL. entwicklungsfähige Eier ablegten, aus denen Weibchen hervorgingen, die wiederum sich spontan entwickelnde Eier lieferten. Auf Grund ähnlicher Beobachtungen und der Seltenheit oder des Fehlens der Männchen vermutet er, daß „Parthenogenesis die gewöhnliche Art der Fortpflanzung" sei bei *Cypris pubera* MÜLL., *Dolerocypris fasciata* MÜLL., *Eucypris virens* JUR., *Eucypris fuscata* JUR., *Cyprinotus incongruens* RAMD., *Cypridopsis aculeata* COSTA und *Eucypris zenkeri* C. CHYZER (1880, S. 226).

WEISMANN (1880, S. 82) erzog *Cypris incongruens* RAMD. 9 Monate lang in einzelngehaltenen Individuen rein parthenogenetisch. Er fand niemals Männchen, vermutet aber, „daß die Art zeitweise oder ortsweise Männchen besitzt, denn die Weibchen haben alle ein großes, birnförmiges Receptaculum, welches aber bei den zahlreichen von mir untersuchten Individuen stets leer war". Auch bei *Eucypris fuscata* JUR., *Cypridopsis vidua* MÜLL. und *Herpetocypris reptans* BAIRD fand er weder Männchen noch im Receptaculum der Weibchen Sperma und vermutet daher auch bei diesen Arten Parthenogenesis. Er führt aber ausdrücklich an, daß es auch Arten gäbe, die sich immer geschlechtlich vermehren, z. B. *Notodromas monacha* MÜLL. Auch MUELLER (1880, S. 226) hatte übrigens durch besondere Zuchtversuche festgestellt, daß z. B. *Cyclocypris laevis* MÜLL. (*Cypris ovum*) und *Cypris punctata* sich nicht parthenogenetisch zu vermehren vermögen.

WEISMANN hat dann *Herpetocypris reptans* besonders in Zucht genommen, um zu untersuchen, ob die Art sich, ohne Schwächungen zu erfahren, dauernd parthenogenetisch fortpflanzen könne. Die Zucht begann 1884. Nach 7 Jahren hatte er 40 Generationen aufgezogen (WEISMANN 1891, S. 169), 1912 etwa 150 Generationen: „die männerlosen Zuchten pflanzen sich heute, den 20. Juni 1912, noch ebenso reichlich fort, als

[1]) Die Nomenklatur nach MÜLLER (1912).

im Beginn der Züchtung und haben nichts von ihrer enormen Fruchtbarkeit und Lebensfähigkeit eingebüßt" (Weismann 1913, S. 204). Auch unter freilebenden Vertretern der Art fanden sich nie Männchen, und Bergold (1910, S. 2) fand in den Receptaculis freilebender *Herpetocypris reptans* aus dem Rhein niemals Spermatozoen, so daß als sicher angenommen werden kann, daß sich das Tier auch in der Natur ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzt.

Material dieser dauernd parthenogenetischen *Herpetocypris reptans*-Kulturen Weismanns ist von Woltereck (1898) zytologisch untersucht worden mit dem Ergebnis, daß die Chromosomenzahl in allen Teilungen 12 beträgt und eine Reduktion bei der Eibildung nicht stattfindet[1]). Die thelytoke Parthenogenesis ist also auch hier somatische Parthenogenesis. Später hat Schleip (1909) bei der ebenfalls dauernd parthenogenetischen *Eucypris fuscata* die Chromosomenzahl 24 festgestellt; in den Eiern findet nur eine Richtungsteilung statt, während in den befruchtungsbedürftigen Eiern der bisexuellen Arten *Notodromas monacha* und *Cyclocypris laevis* mit den haploiden Chromosomenzahlen 8 und 6 beide Reifungsteilungen durchgeführt werden. Männchen hat auch Schleip nie bei *Eucypris fuscata* beobachtet, auch in den zahlreichen untersuchten Eiern niemals ein Spermatozoon gefunden.

Neuerdings hat sich nun Wohlgemuth (1914) eingehender mit den Fortpflanzungsverhältnissen der Süßwasser-Ostracoden befaßt. Er hat nicht nur eingehende Beobachtungen darüber gesammelt, sondern auch Zuchtversuche mit zahlreichen Arten angestellt und kommt zu dem Ergebnis: „Die Süßwasser-Ostracoden kann man nach ihrer Fortpflanzungsweise in zwei große Gruppen einteilen und zwar in eine solche mit rein amphigenetischer und eine andere mit rein parthenogenetischer Vermehrung. Jedoch fehlt der Übergang zwischen diesen beiden Typen keineswegs ganz" (S. 44). Sein Hauptverdienst besteht in dem Nachweise, der in dem letztangeführten Satz niedergelegt ist. Ganz geklärt haben seine Versuche und Beobachtungen freilich die Sache noch nicht, sie zeigen vielmehr, daß verwickeltere Verhältnisse vorliegen, als man auf Grund der früheren Angaben wohl annehmen mochte, und lassen weitere experimentelle und zytologische Untersuchungen als wünschenswert erscheinen. Die wichtigsten Befunde sind die folgenden:

Innerhalb der Gattung *Candona* sind die meisten Arten bisexuell; doch sind *Candona parallela* Müller nach Alm (1916, S. 215) und *Candona rectangulata* Alm nach Olofsson (1918, S. 525) rein parthenogenetisch, und auch *Candona candida* Vavra vermehrte sich in Zuchtversuchen Wohlgemuths 18 Monate lang nur parthenogenetisch. Dennoch sind Männchen auch von *Candona candida* gelegentlich, wenn auch selten gefunden worden (vgl. z. B. Thiebaud 1908, p. 104; Alm 1916, S. 211),

[1]) Daß nur ein Richtungskörper gebildet wird, hatten Weismann und Ischikawa (1888, S. 20) schon festgestellt.

so daß Wohlgemuth (1914, S. 47) es nicht für unwahrscheinlich hält, daß ein Generationswechsel vorliegt, ähnlich dem, wie er ihn für *Cyprinotus incongruens* gefunden zu haben glaubt. Ähnlich verhält sich, wie es scheint, auch *Iliocypris gibba* Ramd., die „sich meist parthenogenetisch und ganz selten mit Männchen fortpflanzt" (Wohlgemuth 1914, S. 49); Alm (1916, S. 167) fand in Schweden von dieser Art nur Weibchen. Rein bisexuell sind die Vertreter der Gattungen *Cypria*, *Cyclocypris* und *Notodromas*. Dagegen sind die zu den Unterfamilien der *Cyprinae* und *Cypridopsinae* gehörigen Arten wenigstens in Mitteleuropa dauernd parthenogenetisch, mit einziger Ausnahme der noch näher zu besprechenden Art *Cyprinotus incongruens*. Bewiesen durch Zuchtversuche hat Wohlgemuth die Befähigung zur parthenogenetischen Fortpflanzungsweise bei folgenden Arten: *Eurycypris pubera* Müll., *Eurycypris fuscata* Jur., *Dolerocypris fasciata* Müll., *Herpetocypris reptans* Baird, *Herpetocypris strigata* Müll., *Herpetocypris olivacea* Brady et Norm., *Cypridopsis vidua* Müll., *Cypridopsis parva* Müll., *Cypridopsis newtoni* Brady et Roberts, *Cypridopsis villosa* Jur. und *Cypridopsis variegata* Brady et Norm. Unsicher ist die Vermehrungsweise bei *Limnocythere stationis* Vavra, *Limnocythere inopinata* Baird und *Darwinula aurea* Brady et Roberts, deren Männchen unbekannt oder äußerst selten sind, die auch Wohlgemuth nur in weiblichen Stücken fand, mit denen er aber keine Zuchtversuche angestellt hat. Auch Alm (1916, S. 235) gibt ausdrücklich an, daß *Limnocythere inopinata* Baird und *Cytheridea lacustris* Sars in Schweden und anderswo immer nur in Weibchen gefunden worden seien.

Zu diesen mitteleuropäischen parthenogenetischen Arten kommen zwei tropische hinzu, *Stenocypris malcolmsoni* Brady und *Cypretta globulus* Sars, die nach Menzel (1911, S. 435 und 437) seit Jahren im botanischen Garten zu Basel eingeschleppt waren und sich dort im Victoria regia-Becken rein parthenogenetisch erhielten.

Was die marinen Ostracoden anbelangt, so hält Mueller (1894, S. 175) es für „sehr wahrscheinlich, daß sich manche Cytheriden parthenogenetisch fortpflanzen", so z. B. *Cythereis convexa* Baird. Doch erwies sich z. B. *Philomedes interpuncta* Baird in der Gefangenschaft als nicht parthenogenetisch.

2.

So könnte es scheinen, als hätten wir bei den Muschelkrebsen einfach zu unterscheiden zwischen Arten und Gruppen mit bisexueller und solchen mit parthenogenetischer Vermehrung, wobei natürlich anzunehmen wäre, daß letztere aus ersteren sich entwickelt hätten, und daß die Eier bei ersteren haploid, bei letzteren diploid wären. Indessen zeigen die Beobachtungen und Versuchsergebnisse Wohlgemuths (1914, S. 57ff.)

an *Cyprinotus incongruens* Ramd.,[1]) daß offenbar verwickeltere Verhältnisse vorliegen. Daß diese Art sich parthenogenetisch vermehren kann, hatte, wie erwähnt, schon Weismann (1880, S. 82) festgestellt. Er fand nie Männchen, hält es aber für wahrscheinlich, „daß die Art zeitweise oder ortweise Männchen besitzt". Diese Vermutung hat sich durch die Beobachtungen Wohlgemuths in überraschender Weise bestätigt. Wie Wohlgemuth (1914, S. 57) nachweist, hat Ramdohr schon 1808 Männchen von *Cyprinotus incongruens* gesehen, 1858 hat sie Chyzer in Ungarn, 1863 Toth ebendort gefunden.

Wohlgemuth fand bei ständiger Beobachtung mehrerer sächsischer und böhmischer Standorte die Art daselbst dauernd in parthenogenetischer Vermehrung, Männchen traten niemals auf. In Kultur genommen behielt die Form die thelytoke Parthenogenesis bei, auch wenn die Temperatur- und Ernährungsverhältnisse in mannigfacher Weise abgeändert wurden. An anderen Standorten dagegen, und zwar an dicht daneben gelegenen, fanden sich in demselben Tümpel Männchen und Weibchen, durchschnittlich etwa im Verhältnis von 1 : 5; die Weibchen besaßen stets mit Sperma gefüllte Receptacula, so daß an der Bisexualität der Tiere nicht zu zweifeln war. Auch im Jahre darauf fand sich die Art an denselben Standorten wieder im zweigeschlechtigen Zustande.

Bemerkenswert ist nun, daß die bisexuelle Form, in Kultur genommen, nur zum Teil die Bisexualität beibehielt; die Mehrzahl der Zuchten ging zur Parthenogenesis über und ließ sich, einmal parthenogenetisch geworden, ebensowenig zur Zweigeschlechtigkeit zurückführen, wie das bei den von vornherein parthenogenetischen Formen möglich gewesen war. Dagegen glaubt Wohlgemuth in der Natur verschiedene Male den Übergang von Parthenogenesis zu Bisexualität beobachtet zu haben. Er fand nämlich an vier Standorten im Jahre 1911 nur die parthenogenetische Form, im Jahre darauf aber an denselben Orten die bisexuelle. An dem einen genauer kontrollierten Standort (zwei Dorfteichen in Maßlau bei Leipzig) blieb auch 1913 die Bisexualität bestehen.

Es scheint mir, als ob diese Beobachtungen nicht genügten, um die Annahme eines rhythmischen Generationswechsels bei *Cyprinotus incongruens*, wie Wohlgemuth sie macht, zu begründen. Auf Grund seiner Befunde und der Tatsache, daß Männchen im ganzen westlichen und nördlichen Europa, wo die Art weit verbreitet ist, überhaupt nicht vorkommen, in Mitteldeutschland, Böhmen und Ungarn aber nicht selten sind, während sich die Art in Nordafrika ausschließlich geschlechtlich vermehrt, zieht nämlich Wohlgemuth (1914, S. 68) den Schluß: „daß wir drei Formen der Fortpflanzung bei dieser Art unterscheiden müssen, und zwar zunächst die rein amphigone Vermehrung, die in Nordafrika die ausschließliche ist. Diesem ursprünglichsten Typus folgt die zweite,

[1]) Die Art *Cyprinotus salina* Brady wurde überall nur parthenogenetisch getroffen (Alm 1916, S. 233).

der von mir mehrmals in Sachsen und Böhmen nachgewiesene Wechsel von ein- und zweigeschlechtiger Fortpflanzung. Er ist wahrscheinlich über Mitteldeutschland und ganz Österreich-Ungarn verbreitet und stellt die Brücke dar zum dritten, rein parthenogenetischen Typus, der sich über den ganzen Westen und Norden Europas erstreckt. Der sichere Nachweis für die dauernde eingeschlechtige Vermehrungsart ist bisher noch nicht erbracht worden."

Der durch Beobachtung sichergestellte Umstand, daß in ein- und demselben Tümpel in einem Jahre nur parthenogenetische, im darauffolgenden Jahre aber bisexuelle Cyprinoten auftraten, würde doch nur dann zwingend die Annahme eines Generationswechsels bedingen, wenn es unbedingt ausgeschlossen wäre, daß die sexuelle Form von außen in den betreffenden Tümpel eingeschleppt worden wäre. Da nun aber, wie Wohlgemuth selber (1914, S. 66) bemerkt, „beide Vermehrungsarten in Sachsen wie in Böhmen nicht auf bestimmte Distrikte verteilt, sondern ganz regellos durcheinander und dicht nebeneinander" vorkommen, so scheint es mir durchaus möglich zu sein, daß etwa durch Vögel oder durch Überschwemmungen oder sonstwie eine Verschleppung stattgefunden hat. Einen heterogonischen Entwicklungskreis, für dessen Bestehen bei den Ostracoden sonst keinerlei Anhaltspunkte vorliegen, anzunehmen, wäre jedenfalls erst dann gerechtfertigt, wenn es gelänge, im Zuchtversuch sicher den regelmäßigen Übergang von der parthenogenetischen zur bisexuellen Fortpflanzungsweise und umgekehrt nachzuweisen. Das ist aber weder Wohlgemuth noch Alm (1916, S. 187) gelungen.

So wie die Dinge liegen, scheint mir die einfachere Erklärung für alle beobachteten Tatsachen die zu sein, daß es bei *Cyprinotus incongruens* wie bei *Chara crinita* zwei Formen gibt: eine rein parthenogenetische und eine bisexuelle. In Nordafrika kommt nur letztere, in West- und Nordeuropa nur erstere vor, in Mitteleuropa dagegen finden sich beide nebeneinander. Während aber bei *Chara crinita*, entsprechend ihrer Organisation als haplonter Organismus, die bisexuelle Form haploid, die parthenogenetische diploid ist, müßten wir bei *Cyprinotus incongruens* annehmen, daß beide Formen diploid sind und sich voneinander nur dadurch unterscheiden, daß die geschlechtliche Form bei der Gametenbildung die Reduktionsteilung durchführt, während diese bei der parthenogenetischen unterbleibt. Diese legt daher diploide thelytok parthenogenetische Eier ab, während die Eier der bisexuellen Form befruchtet werden müssen und nach der Befruchtung Männchen und Weibchen ergeben. Dem entsprechen auch die zytologischen Befunde von Woltereck und Schleip bei parthenogenetischen und geschlechtlich sich vermehrenden Ostracoden.

Zu erklären bliebe dann nur noch die wichtige Beobachtung von Wohlgemuth, daß die Nachkommen der bisexuellen Form zur Parthenogenesis übergehen und diese fernerhin beibehalten können. Das kann man sich aber sehr wohl mit Wohlgemuth (1914, S. 69) durch die Annahme

verständlich machen, daß unsere Art „von der Tendenz zur Parthenogenesis beherrscht wird“, eine Annahme, die auch dadurch nahegelegt wird, daß alle Vertreter der Unterfamilie, zu der *Cyprinotus* gehört und auch die Art *Cyprinotus salina* Brady (Alm 1916, S. 233), als dauernd parthenogenetisch bekannt sind. „Der Eintritt der ausschließlich parthenogenetischen Fortpflanzung ist bei *Cyprinotus incongruens* aus unbekannten Ursachen, vielleicht durch seine ganz spezifische Lebensweise, verzögert worden. Der neuerworbene, eingeschlechtige Zustand ist, wie aus meinen Kulturversuchen zu ersehen ist, beständiger als der zweigeschlechtige, aber immer noch nicht genügend gefestigt, um einen gelegentlichen atavistischen Rückschlag zur ursprünglichen amphigonen Vermehrungsweise verhindern zu können.“ Zytologisch würde das also bedeuten, daß bei der schon rein parthenogenetisch gewordenen Form die Weibchen nur noch solche Nachkommen erzeugen, die bei der Eibildung die zweite Richtungsteilung ausschalten, während unter den Nachkommen der geschlechtlich erzeugten Weibchen neben solchen Individuen, die beide Teilungen durchführen, auch solche auftreten, die die Reduktion unterdrücken. Im Lauf der Zeit muß das wohl zum gänzlichen Verschwinden der bisexuellen Form führen.

Vermutlich verhalten sich einige andere Muschelkrebse ähnlich wie *Cyprinotus incongruens*. So kommt z. B. *Eucypris virens* Jur. an den meisten Fundorten nur in Weibchen vor, in Algier und in Alabama aber in beiden Geschlechtern (Wohlgemuth 1914, S. 51); das gleiche gilt von der weitverbreiteten *Cypridopsis villosa* Jur., die nur in Algier und Tunis in beiden Geschlechtern gefunden worden ist, von der an anderen Standorten aber nur Weibchen bekannt sind, die sich nach den Zuchtversuchen von Wohlgemuth (1914, S. 56) auch wirklich parthenogenetisch vermehren. Und auch *Cypridopsis newtoni* Brady und Roberts scheint hierher zu gehören. Wohlgemuth (1914, S. 53) züchtete die Art ¾ Jahr lang ausschließlich parthenogenetisch und gibt an, daß in der Literatur nur Funde von Weibchen verzeichnet seien. Aber nach Mueller (1912, S. 209) sind die Männchen bekannt und fehlen nur in Nordeuropa. v. Daday and sie nach Alm (1916, S. 234) in Ungarn. In Schweden ist die Art rein parthenogenetisch. —

Zusammenfassend können wir sagen, daß für eine ganze Anzahl von Ostracoden die Parthenogenesis als dauernde Vermehrungsart durch einwandfreie Beobachtungen und Zuchtversuche sichergestellt ist. Vermutlich sind die parthenogenetischen Formen unmittelbar aus bisexuellen entstanden, und ganze Familien sind zweifellos im Übergang zur Parthenogenesis begriffen. Ob Heterogonie vorkommt, ist zum mindesten zweifelhaft. Wünschenswert sind vor allem zytologische Untersuchungen von Arten, bei denen wie bei *Cyprinotus incongruens*, bisexuelle Formen noch neben parthenogenetischen vorhanden sind.

F. *Phyllopoda.*

1. Euphyllopoda.

Von den 12 in Deutschland vorkommenden Euphyllopodenarten (vgl. Wolf 1908, S. 136) ist für vier, nämlich für *Apus cancriformis* Schäffer, *Lepidurus productus* Bosc., *Artemia salina* L. und *Limnadia lenticularis* L. schon seit langem Parthenogenesis angegeben worden. Die erste eingehende Untersuchung darüber stammt von v. Siebold (1871, S. 160—222; daselbst ist die ältere Literatur angeführt).

Apus cancriformis und *Lepidurus productus*. v. Siebold fand an ein und demselben Fundort, einem Tümpel bei Goßberg unweit Forchheim, „in acht aufeinanderfolgenden Generationen des *Apus cancriformis* unter Vornahme genauer Zählungen niemals männliche Individuen, so daß also hier eine mehrere Jahre aufeinanderfolgende parthenogenetische Fortpflanzung stattgefunden haben mußte" (l. c., S. 176). Einmal wurde die Pfütze ganz ausgeschöpft und sämtliche *Apus*-Individuen untersucht: es waren 5796 Stück von sehr verschiedener Größe, alle ausnahmslos Weibchen. Die Männchen sind aber von anderen Standorten bekannt, schon seit 1857; bei Frankfurt z. B. „zeigen sich bis zu 5 % Männchen, Material aus Südspanien dagegen wies auf 2 Weibchen 3 Männchen auf" (Wolf 1908, S. 135). In Indien fand Walton (1911, p. 352) nur Weibchen. — Ähnlich verhält es sich mit *Lepidurus productus*, nur sind bei dieser Art die Männchen noch seltener. Sie wurden 1864 bei Rouen, 1897 und 1898 bei Leipzig, 1906 bei Moskau, 1914 und 1915 bei Berlin gefunden (Brauer 1914; Hesse 1914, 1915).

Der Schluß auf thelytoke Parthenogenesis, den v. Siebold aus seinen Beobachtungen gezogen hatte, wurde von Brauer (1872, S. 283) experimentell durch den Zuchtversuch bestätigt. Er zog einen *Apus cancriformis* vom Nauplius-Stadium an isoliert über sterilisiertem Schlamm auf; es war ein Weibchen, aus dessen unbefruchteten Eiern sich wiederum Weibchen entwickelten. Deren unbefruchtete Eier ergaben ihm die dritte parthenogenetisch erzogene Generation. Aus den Eiern begatteter Weibchen erhielt er dagegen immer beide Geschlechter, was er im Anschluß an v. Siebold damit erklärt, daß nicht alle Eier bei ihrer großen Zahl und fortwährenden Nachbildung befruchtet würden; aus den befruchteten Eiern entstünden Männchen, aus den unbefruchteten Weibchen.

Für beide Arten ist die Befähigung der unbefruchteten Eier, sich zu Weibchen zu entwickeln, nach diesen Versuchen und Beobachtungen. nicht zu bezweifeln. Unsicher bleibt nur, ob dauernde Vermehrung durch Parthenogenesis erfolgt. Hesse (1915, S. 632) meint angesichts des Umstandes, daß bei Nauen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren Männchen von *Lepidurus productus* gefunden wurden: „Trifft dies zu, daß die Männchen häufiger und öfter auftreten, als man bisher wußte und vermutete,

so bedarf natürlich auch die Annahme einer fortgesetzten parthenogenetischen Fortpflanzung der nötigen Einschränkung". Ein zweiter Umstand, der zur Vorsicht mahnt, ist die Beobachtung, daß auch Hermaphroditismus bei Apodidenweibchen beobachtet worden ist. v. Zograf (1907, S. 507ff.) beschreibt ein hermaphroditisches Männchen von *Lepidurus productus* und weist darauf hin, daß Bernard (1896) hermaphroditische Weibchen von *Lepidurus glacialis* fand, eine Angabe, die v. Zograf trotz ihrer Anzweiflung durch Benham (1896) für richtig hält. „Ich glaube, daß wir baldigst Beweise für Hermaphroditismus bei Weibchen der Apodiden bekommen werden, obgleich ich selbst, trotz aller Bemühungen, zwischen den mir zur Untersuchung dienenden zahlreichen Tieren keinen hermaphroditischen Weibchen begegnet bin" (v. Zograf 1907, S. 512). Bernard (1896, S. 305) zieht aus seiner Beobachtung ausdrücklich den Schluß: „It appears that the Apodidae which, under favourable circumstances, produce parthenogenetically, may become hermaphrodites when food is scarce. The hermaphroditism is thus superimposed upon the parthenogenetic females."

Wenn solche Beobachtungen auch zur Vorsicht mahnen, so scheint es mir doch, als beträfen sie so vereinzelte Vorkommnisse, daß man daraus allein noch kaum auf ein irgendwie regelmäßiges Eingreifen der geschlechtlichen Vermehrung in den parthenogenetischen Entwicklungsgang der beiden Arten schließen kann. Wahrscheinlicher ist wohl die Annahme, daß es, wie das für *Artemia salina* nachgewiesen ist, auch bei *Apus cancriformis* und *Lepidurus productus* neben der großen Menge rein parthenogenetischer Hauptstämme einige Formenkreise gibt, die noch bisexuell geblieben, aber wohl auch schon von der Tendenz zur Parthenogenesis beherrscht sind. Es müssen weitere Versuche und Beobachtungen abgewartet werden, ehe ein sicheres Urteil gefällt werden kann.

Artemia salina. Bei dieser Art war schon frühzeitig wegen der Seltenheit oder des völligen Fehlens der Männchen an manchen Standorten Parthenogenesis vermutet worden (vgl. v. Siebold 1871, S. 197—210); durch Zuchtversuche mit isolierten Weibchen über gekochtem Schlamm bewiesen wurde sie für die *Artemia salina* von Capodistria durch v. Siebold (1873). v. Siebold sprach auch (1871, S. 199) die Vermutung aus, „daß die Weibchen dieser Arthropoden zweierlei Eier produzieren, von denen die einen des männlichen Samens zur Entwicklung nötig haben, die anderen aber ohne männliche Hilfe sich zu Embryonen umformen, . . . wobei die unbefruchteten Eier der männerlosen Artemiengenerationen entwicklungsfähig sind und stets weibliche Individuen liefern, während sie durch den Einfluß des männlichen Samens höchst wahrscheinlich zur Entwicklung männlicher Individuen umgestimmt werden."

Zytologisch wurde dann von Weismann und Ischikawa (1888) die parthenogenetische *Artemia salina* von Marseille, von Brauer (1893) die von Capodistria, von Petrunkewitsch (1902) die von Odessa und

Capodistria, von Fries (1909) die von Odessa, von Artom (1912) wiederum die von Capodistria untersucht, mit dem übereinstimmenden Ergebnis, daß normalerweise nur eine Reifungsteilung durchgeführt wird, die eine Äquationsteilung ist, und daß die Chromosomenzahl in allen Mitosen 84 beträgt. Artom (1906) hat auch die bisexuelle *Artemia salina* von Cagliari untersucht und für sie ausdrücklich festgestellt, daß ihre unbefruchteten Eier sich niemals entwickeln. Die zytologische Untersuchung dieser Form ergab (Artom 1912), daß bei der Eibildung zwei Richtungskörper gebildet werden und eine regelrechte Reduktionsteilung durchgeführt wird. Die Chromosomenzahl beträgt in den somatischen Mitosen 42, in den Gameten 21. Daraus ergibt sich also, daß die parthenogenetischen Formen von *Artemia salina* tetraploide Arten sind, und daß ihre Parthenogenesis eine somatische ist. Es müssen also innerhalb der Gesamtart *Artemia salina* zwei Formenkreise unterschieden werden: der eine ist diploid und bisexuell, der andere tetraploid und dauernd thelytok parthenogenetisch.

Daß die parthenogenetische Form sich aus der bisexuellen entwickelt haben muß, kann natürlich keinem Zweifel unterliegen. Wie das vor sich gegangen sein mag, ist schwer zu entscheiden. Eine Ausschaltung der Reduktionsteilung bei der bisexuellen Form würde immer erst zu diploiden Eiern führen, die, wenn sie zur Parthenogenesis befähigt wären, eine diploide Form ergeben müßten. Nun ist die parthenogenetische *Artemia* aber tetraploid. Vielleicht gibt eine Beobachtung von Brauer einen Hinweis dafür, wie die tetraploide Form aus der diploiden entstanden sein kann. Brauer fand (1893, S. 175ff.), daß bei den parthenogenetischen Eiern, die gewöhnlich nur einen Richtungskörper bilden, gelegentlich deren zwei entstehen, ohne daß aber auch in diesem Falle eine Reduktion der Chromosomenzahl erfolgte. Der zweite Richtungskörper verschmilzt dann mit dem Eikern, so daß dieser statt 84 Chromosomen deren 168 enthält. Er ist also oktoploid geworden. Brauer (1893, S. 183) ist der Ansicht, daß solche oktoploide Eier in einzelnen Fällen entwicklungsfähig sind, in anderen nicht. Andere Forscher (Petrunkewitsch 1902, S. 257) sehen in diesem zweiten Entwicklungsmodus der Eier einen pathologischen, außerhalb der normalen Entwicklung des Tieres liegenden Vorgang, was insofern nicht unwahrscheinlich ist, als alle auf ihre Chromosomenzahl untersuchten parthenogenetischen Artemien immer die tetraploide Chromosomenzahl besaßen.

Es wäre nun aber sehr wohl denkbar, daß in bestimmten Weibchen der bisexuellen Generation die Reduktion der Chromosomenzahl bei der Bildung der beiden Richtungskörper unterblieben wäre. Eikern und Richtungskörperkern hätten dann je die somatische Chromosomenzahl 42 beibehalten, und wenn nun der zweite Richtungskörper wieder mit dem Eikern verschmolz, war in diesem die tetraploide Zahl 84 hergestellt. Natürlich sind auch andere Erklärungsmöglichkeiten für das Auftreten

der tetraploiden Chromosomenzahl vorhanden. So könnte die Reduktion nicht nur in den Weibchen einer bestimmten Generation, sondern auch in den Männchen unterblieben sein, so daß diploide Gameten entstanden, durch deren Verschmelzung eine tetraploide Eizelle zustandekommen mußte. Rein hypothetisch bleiben zunächst noch alle Erklärungen. Aber die erstere Hypothese kann sich wenigstens auf den von Brauer geschilderten an sich höchst auffälligen Vorgang berufen.

Daß die Parthenogenesis der einmal tetraploid gewordenen Artemien eine dauernde ist, muß wohl als sicher angesehen werden. Dafür sprechen auch alle Beobachtungen; es konnte nie der Übergang von Parthenogenesis zur Bisexualität festgestellt werden.[1]) Denkbar wäre aber an sich durchaus, daß einmal in einem der tetraploiden Weibchen bei der Eibildung die Reduktion durchgeführt würde. Dann würde sie statt tetraploider diploide Eier bilden. Zu einem Übergang in die bisexuelle Form könnte das freilich nur dann führen, wenn diese diploiden Eier sich parthenogenetisch entwickeln könnten, und zwar zu Weibchen und zu Männchen, also amphoterotok. Das ist nicht eben wahrscheinlich. Wir können daher wohl schließen, daß die parthenogenetischen Formen der *Artemia salina* in der Tat dauernd parthenogenetisch geworden sind.[2])

Limnadia lenticularis. Die Vermutung, daß sich *Limnadia lenticularis* ausschließlich parthenogenetisch vermehrt, gründet sich darauf, daß von dieser Art „bis jetzt überhaupt noch kein Männchen aufgefunden

---

[1]) Weismann und Ishikawa (1888, S. 579) beobachteten allerdings in ihrer Zucht von *Artemia salina*, die der Marseiller Kolonie entstammte, einmal das Auftreten eines Männchens. Da sie aber nicht mit ausgekochtem Schlamm gearbeitet haben, und das Männchen in der ersten Generation erschien, während in den späteren Generationen keines wieder auftrat, so ist es nicht ausgeschlossen, daß bei Marseille neben der parthenogenetischen Form noch bisexuelle Linien, wenn auch selten, vorkommen. Das in Freiburg beobachtete Männchen wäre dann nicht aus einem Ei der parthenogenetischen Form, sondern aus einem der geschlechtlichen entstanden. Es machte übrigens an den parthenogenetischen Weibchen Begattungsversuche; die Weibchen schüttelten es aber ab und ließen sich nicht zur Begattung herbei. Auch Samter und Heymons (1902, S. 14) fanden unter Tausenden von Individuen der *Artemia salina* in den Salzlagunen von Molla Kary am Kaspischen Meer einmal ein Männchen. Auch dies vereinzelte Auftreten ist wohl ähnlich erklärbar.

[2]) Bei *Artemia urmiana* Günther, einer im Urmia-See vorkommenden mit *Artemia salina* nahe verwandten und vielleicht nur eine Lokalform von ihr darstellenden Art, fand Günther (1899, p. 397) durchschnittlich auf 5 Weibchen 3 Männchen. Er fügt hinzu: „Consequently, although parthenogenesis may have been a mode of reproduction, it was by no means the only one in August", scheint also Heterogonie oder wenigstens Wechsel zwischen Parthenogenesis und Bisexualität für möglich zu halten. Nach der im Text vertretenen Auffassung könnte es sich aber nur darum handeln, daß entweder nur geschlechtliche Fortpflanzung vorliegt, oder daß in dem — salzigen — Urmia-See nebeneinander parthenogenetische und bisexuelle Stämme von *Artemia urmiana* vorkämen. Ähnlich scheint sich nach einer kurzen Angabe von Jensen (1918, p. 22) die *Artemia gracilis* Verrill des Großen Salzsees in Utah zu verhalten. Doch soll hier amphoterotoke Parthenogenesis vorliegen, allerdings mit starker Mehrentstehung von Weibchen.

worden ist, obwohl Tausende von Exemplaren daraufhin untersucht worden sind" (Wolf 1908, S. 134; die älteren Angaben bei v. Siebold 1871, S. 210—222; vgl. auch Lundblad 1916, S. 250). Die Art ist überhaupt selten und, soviel ich sehe, nur von Lereboullet (1866, p. 292) und von Abonyi (1911) im Laboratorium gezüchtet worden. Beide Forscher fanden in der Natur wie in ihren Zuchtversuchen nur Weibchen; Lereboullet stellte ihre parthenogenetische Entwicklung fest. Aus der kurzen deutschen Zusammenfassung Abonyis (l. c., S. 231) ergibt sich nicht, ob mehrere Generationen nacheinander erzogen wurden. Bei anderen *Limnadia*-Arten, vor allem solchen wärmerer Zonen, sind Männchen und Weibchen in ungefähr gleicher Zahl vorhanden. „Bei einer australischen *Limnadia* (*Stanleyana*) hat Claus sogar eine Mehrzahl von Männchen (von 9 Exemplaren 6) konstatiert. Dies läßt vermuten, daß auch bei der europäischen Limnadie Männchen existieren, doch scheint ihr Auftreten ein zeitlich sehr beschränktes zu sein" (Nowikoff 1905, S. 607). Hier sind also weitere Untersuchungen, vor allem Zuchtversuche notwendig.

Andere Euphyllopoden. Wolf (1908, S. 134) gibt von „*Cyclestheria hislopi* Baird, die sich sowohl im Süden von Asien, als auch in der Nähe der Ostküste Afrikas, in den westlichen Küstenregionen Südamerikas wie auch in Australien vorfindet", an, daß sie sich in fortpflanzungsbiologischer Hinsicht verhalte wie *Artemia salina*, also an gewissen Orten ihres Vorkommens parthenogenetisch sei, an anderen bisexuell. Sars (1887, p. 44) hatte angegeben, daß die Art Heterogonie wie Cladoceren besitze.

Nach einer kurzen und in ihrer deutschen Zusammenfassung unklaren Arbeit von Abonyi (1911 a) käme natürliche Parthenogenesis außer bei *Artemia salina* und *Apus cancriformis* auch noch bei *Branchipus stagnalis*, *Streptocephalus torvicornis* und *Leptestheria dahalacensis* vor.

2. Cladocera.

1.

Die Wasserflöhe sind allbekannt als Beispiele für das Vorkommen typischer Heterogonie. Ihre „Generationsfolge beruht auf einem Wechsel geschlechtlicher und parthenogenetischer Fortpflanzung, jedoch nicht so, daß aus der einen immer die andere unmittelbar hervorginge, daß also ein Alternieren beider Vermehrungsarten stattfände, vielmehr so, daß zwar aus der Geschlechtsgeneration stets eine parthenogenetische hervorgeht, aus einer parthenogenetischen aber nicht immer wieder eine geschlechtliche, sondern sehr häufig wieder eine parthenogenetische" (Weismann 1879, S. 214). In seinen grundlegenden Untersuchungen unterscheidet Weismann (l. c., S. 127), indem er unter einem Fortpflanzungs- oder Generationszyklus die Formenreihe vom Dauerei bis wieder zum Dauerei versteht, polyzyklische, monozyklische und azyklische Cladoceren.

Polyzyklische Arten sind solche mit zweimaliger oder öfterer Bildung von Dauereiern im Jahre, monozyklische solche, bei denen die geschlechtliche Fortpflanzung nur einmal im Jahre, im Herbst auftritt, und azyklische solche, welche durch gänzlichen Ausfall der Geschlechtstiere gar keinen Generationszyklus mehr erkennen lassen.

Für die uns beschäftigende Frage nach dem Vorkommen dauernder Parthenogenesis bei Tieren sind die azyklischen Cladoceren natürlich von besonderer Wichtigkeit, und wir haben zu prüfen, ob das Vorkommen wirklich dauernd sich unter Ausschluß bisexueller Generationen vermehrender Cladoceren gesichert ist.

Weismann selbst äußert sich darüber sehr vorsichtig. Er fand bei *Bosmina longispina* im Bodensee bei jahrelang andauernder Beobachtung nur einmal zwei Männchen und hält es für „unzweifelhaft, daß die Art in ununterbrochener Parthenogenese sich fortpflanzt, und daß die Männchen zwar zuweilen vorkommen, aber doch so selten, daß die Erhaltung der Art im Bodensee unmöglich von ihnen abhängen kann" (1879, S. 174). Auch von *Chydorus sphaericus* O. F. Müller, der bei Freiburg sehr häufig vorkommt, fand er niemals Männchen oder Weibchen mit Ephippien, obwohl von anderen Standorten die bisexuelle Generation bekannt ist. Er vermutet daher, „daß diese Art die geschlechtliche Fortpflanzung an manchen Orten aufgegeben hat, während sie dieselbe an anderen noch beibehält" (l. c., S. 176).

Seitdem sind nun sehr zahlreiche Cladoceren in ihren Fortpflanzungsverhältnissen genau untersucht und ihr Verhalten in den verschiedensten Gewässern beobachtet worden. Trotzdem läßt sich die Frage, ob es wirklich dauernd azyklische Arten gibt, auch heute noch nicht mit voller Sicherheit beantworten und nur mit einiger Wahrscheinlichkeit angeben, daß bei einigen Arten an manchen Standorten in der Tat azyklische Formen vorkommen. Woltereck (1911, S. 110), dem wir eine große Zahl wichtiger Arbeiten über die Fortpflanzung der Daphniden verdanken, sagt: „Es gibt bei den Cladoceren, insbesondere den pelagischen Arten solche, die jahraus jahrein nur noch autogene Vermehrung zeigen, ohne die geringsten Anzeichen von Degeneration oder von Anläufen zur Bisexualität. Durch faunistische Untersuchungen sind ja schon seit längerer Zeit solche Fälle z. B. von *Bosmina*, *Daphnia hyalina* aus größeren Seen bekannt, allerdings ist zuzugeben, daß solche Beobachtungen nicht ganz beweiskräftig sind." Auf Grund einer Beobachtung, auf die noch zurückzukommen sein wird, hält Woltereck (l. c., S. 111) aber doch den Schluß für naheliegend, „daß die sog. ‚azyklischen' Arten unserer Seen in der Tat die bisexuelle Vermehrung aufgegeben haben." Andere Cladocerenforscher sind skeptischer. So meint Langhans (1911 a, S. 93): „Es ist immer noch nicht bewiesen, daß eine Art bei dauernder Parthenogenesis fortbestehen kann. Die Fälle von völligem Aufgeben der Geschlechtsperioden, von ‚Azyklie', die von mehreren Autoren bei Hochgebirgscladoceren

beobachtet sein sollen, halte ich durchwegs für ungenügend sichergestellt. Ich habe gerade in Alpenseen wiederholt bei Arten, die azyklisch sein sollen, Geschlechtstiere gefunden (*Bosmina longispina*, *Daphnia hyalina*). Allerdings waren es meist nur wenige Individuen. Theoretisch genügt jedoch ein einziges Sexualpaar unter hunderttausenden von Partheno-weibchen in jeder Sexualperiode, um eine — allerdings langsam fortschreitende — Amphimixis zu garantieren."

Und ebenso sagt Wesenberg-Lund (1908, p. 96), der im übrigen die Azyklie der pelagischen ephippienbildenden Cladoceren zugibt: „It seems to me somewhat inconceivable that colonies year by year should be able to continue their existence only through parthenogenetic reproduction. I am inclined to believe that detailed studies continued over long periods, will show that the old colonies really perish and are recruited by new, which are carried out from small lakes and the littoral region to where they adapt themselves, are transformed and perish as did their predecessors."

Es würde den Rahmen dieser Abhandlung überschreiten, wollten wir alle Fälle vermeintlicher Azyklie bei Cladoceren kritisch durchprüfen. Ich will mich daher darauf beschränken, an einigen Beispielen aufzuzeigen, daß die vorhandenen Angaben zur vollen Entscheidung der Frage, ob in der Natur wirklich dauernd azyklische Arten vorkommen, noch nicht genügen.

2.

Wenn man bedenkt, daß zahlreiche Cladoceren in kleinen Tümpeln leben, die im Sommer gelegentlich ganz austrocknen und im Winter bis zum Grunde zufrieren, so ist von vornherein klar, daß bei diesen Formen Azyklie nur dann möglich wäre, wenn die Tiere als solche das Austrocknen und Einfrieren vertragen könnten. Das scheint aber ganz allgemein bei den Cladoceren nicht der Fall zu sein. Die Form, in der das Austrocknen und Einfrieren überstanden wird, ist vielmehr das Dauerei, und da dieses sich nur nach Befruchtung bildet, so ist für die Erhaltung aller Cladoceren, deren natürlicher Standort die geschilderten Bedingungen aufweist, das Vorhandensein der Bisexualität eine conditio sine qua non. Es scheint, als ob unter extremen Standortsverhältnissen sogar auf die Heterogonie verzichtet und die bisexuelle Fortpflanzungsweise allein beibehalten werden könne. Wenigstens läßt darauf die Bemerkung v. Zografs (1907, S. 472) schließen, er wisse „von Herrn Privatdozent Bogojavlenski, welcher die Pamiren dreimal besucht hat, und da von der Zeit des Seeauftauens bis zum Erscheinen der neuen Eisdecke verweilte, daß in dieser rauhen Gegend die Cladoceren keine Sommereier besitzen, sondern sich nur durch Wintereier vermehren". [1])

---

[1]) Auf Grund neuerer Angaben von Olofsson (1918, S. 278) kann diese Erscheinung allerdings auch noch anders gedeutet werden. Olofsson fand nämlich,

Wo aber zwischen den Austrocknungs- und Einfrierungsperioden längere Zeiträume mit günstigen Bedingungen für das Gedeihen liegen, wird ausgiebig von der Befähigung zu parthenogenetischer Vermehrung Gebrauch gemacht und dadurch erreicht, daß der Individuenreichtum der Art in kurzer Zeit ein ganz riesiger wird. Das ist der Sinn der Heterogonie bei den Cladoceren, die es ihnen erlaubt, die günstige Wachstumszeit zu rascher ergiebiger Vermehrung der Art auszunutzen, vor Eintritt der ungünstigen Zeit aber die Dauereier zu bilden.

Azyklie kann darnach von vornherein nur bei Arten erwartet werden, deren natürlicher Standort niemals ganz austrocknet und niemals bis zum Grunde durchfriert, d. h. bei Arten, die in größeren Seen oder in Gewässern wärmerer Gegenden vorkommen, wobei es aber natürlich keineswegs notwendig ist, daß nun alle Arten solcher Standorte azyklisch sein müßten. In der Tat sind ja auch von vielen tropischen Cladocerenarten Männchen und Ephippialweibchen bekannt, und dasselbe gilt von zahlreichen Bewohnern größerer Seen in unseren Breiten, vor allem von solchen, deren Wintereier flottieren (*Leptodora*) oder zu Boden sinken (*Daphnella*, *Bythotrephes*, *Holopedium*) (vgl. Wesenberg-Lund 1908, p. 95). Es mag ein innerer erblicher Rhythmus im Sinne Weismanns sein, der es bei solchen Formen bedingt, daß nach einer mehr oder weniger großen Zahl von parthenogenetischen Generationen eine bisexuelle Generation eingeschaltet wird. Wir brauchen hier auf diese vielerörterte Frage nicht weiter einzugehen, sondern können uns damit begnügen, auf die Arbeiten vor allem von Woltereck hinzuweisen.

Nun wird aber in der Tat von einigen pelagischen Cladoceren angegeben, daß sie die geschlechtliche Vermehrungsweise ganz ausgeschaltet hätten und sich dauernd nur parthenogenetisch fortpflanzten. Solche Angaben finden sich in der umfangreichen faunistischen Literatur überall verstreut, und es ist mir unmöglich, sie etwa vollständig hier zusammenzustellen. Es soll vielmehr nur so viel angeführt werden, daß wir für unsere Zwecke einigermaßen sichere Schlüsse ziehen können.

Bosmina. Wie schon angeführt wurde, hat Weismann (1879, S. 174) die *Bosmina coregoni* im Bodensee als azyklisch angesehen, da er sie immer nur als parthenogenetische Weibchen erbeutete und nur einmal zwei Männchen fand. Auch Zschokke (1900, S. 183) ist der Ansicht, daß bei der Mehrzahl der Bosminen die zweigeschlechtliche Fortpflanzung

---

daß auf Spitzbergen *Daphnia pulex* Dauereier bildet, die sich parthenogenetisch entwickeln und unter Umständen eine Generation liefern können, die sofort wieder, also ohne vorhergehende Subitaneierbildung, unmittelbar Dauereier und Ephippien bildet. Das könnte im Pamirgebiet ebenso sein, und dann wäre also nicht die ungeschlechtliche Generation ausgeschaltet, sondern vielmehr unter Beibehaltung der Dauereibildung die Sexualität. Indessen bedürfen diese Angaben wohl noch der Bestätigung. Die beiden anderen auf Spitzbergen vorkommenden Cladoceren, *Chydorus sphaericus* und *Macrothrix arctica* haben übrigens die typische Heterogonie nach Olofsson beibehalten.

im Verschwinden begriffen sei, fand aber im See von Arosa bei *Bosmina* „das typische Bild einer polyzyklischen Generationsfolge mit zwei Perioden sexueller Tätigkeit. Unter den extrem-glazialen Verhältnissen der Hochalpenseen hat *Bosmina* die Fähigkeit Wintereier zu bilden noch nicht eingebüßt, während sie resistent genug ist, den Bedingungen der Ebene zu trotzen und sich dort in der Regel nur azyklisch fortpflanzt". Dann gewann vor allem durch die ausgedehnten Untersuchungen von Burckhardt (1900) die Annahme allgemeine Verbreitung, daß die Bosminen der Alpenseen durchweg azyklische Kolonien seien. Doch fanden sich mit der Zeit Ausnahmen. Thiébaud (1913) durchsuchte Fänge, die 10 Jahre lang allmonatlich im Neuenburger See gemacht worden waren; stets fand sich *Bosmina coregoni* nur in parthenogenetischen Weibchen. Nur einmal bestand der Fang zur Hälfte aus Männchen und Ephippialweibchen, zur anderen Hälfte aus parthenogenetischen Weibchen. Die Ephippien enthielten jedoch keine Dauereier, sondern Embryonen oder waren leer. Langhans (1911, S. 94) gibt an, daß er in einer Reihe von Alpenseen die Männchen von *Bosmina longispina* recht häufig angetroffen habe und bezweifelt daher die Angabe, daß „die in den Alpen vorkommenden Verwandten von *Bosmina longispina* in der Regel azyklisch seien". Ruehe (1914, S. 79) stellte fest, daß die *Bosmina coregoni* des Hallstätter Sees und des Grundlsees Ephippien bilden und Männchen erzeugen, und nach Haempel (1918, S. 269) setzt im Hallstätter See bei *Bosmina coregoni* „Ephippienbildung im September, ausnahmsweise (1911) sogar im Juli ein und hält bis Dezember an. So wurden im August 1911 ca. 40 % und September 1912 ca. 90 % an Ephippienweibchen festgestellt. In keinem Falle konnte indes ein Männchen aufgefunden werden". Für die *Bosmina coregoni* var. *Stingelini* des Titisees gibt Scheffelt (1908, S. 117) an, sie sei „azyklisch mit deutlichen Spuren einer früheren monozyklischen Vermehrungsweise"; dagegen sei die *Bosmina coregoni* var. *abnobensis* des Nonnenwattweihers im Schwarzwald vermutlich „eine monozyklische Art, die also ihre Männchen beibehalten hat. Auch im Plöner See scheint sich *Bosmina coregoni* ähnlich zu verhalten. Bei Heidelberg und im Arosasee hat sie sogar zwei Sexualperioden". In Dänemark ist sie monozyklisch mit deutlicher Tendenz zur Azyklie (Wesenberg-Lund 1908, p. 223).

Von *Bosmina longirostris* O. F. M., der zweiten Art der Gattung, sagt Wagler (1913, S. 323): „Über die Zyklen von *Bosmina longirostris* herrschte bis vor kurzem noch ziemliche Unklarheit. Vor allem waren die Männchen selten gefunden worden. Ich habe sowohl Männchen als Ephippienweibchen auch in den Sommermonaten öfter beobachtet, so daß eine Sommergeschlechtsperiode in vielen Kolonien zweifellos vorkommt, meist aber nur eine partielle ist. Man muß auch hier wieder einen Unterschied machen zwischen Bewohnern von Teichen und Seen. In letzteren ist die Neigung Ephippien im Sommer zu bilden nicht so groß, ja selbst die Wintergeschlechtsperiode wird unterdrückt, so daß azyklische Popu-

lationen keine Seltenheit sind. In den von mir untersuchten [sächsischen] Gewässern ist *Bosmina longirostris* beinahe durchgängig dizyklisch." Im Mansfelder See fand Colditz (1914, S. 560) Weibchen mit Ephippien das ganze Jahr nicht, Männchen vereinzelt im Oktober und November. Letztere „scheinen einen Generationswechsel nicht eingeleitet zu haben. Es ist sicher nicht ausgeschlossen, daß bei diesen Formen gelegentlich in beschränktem Maße Wintereier gefunden werden. Sie haben wahrscheinlich nur infolge der Konstanz der Lebensbedingungen im See, die in erster Linie durch die dauernd reichhaltige Nahrung geboten ist, die Gewohnheit, in regelmäßigen Intervallen Ephippien zu bilden, aufgegeben".

In Dänemark fand Wesenberg-Lund (1908, p. 230ff.) vereinzelt eine sommerliche sexuelle Periode; sie ist aber „so weakly developed in many localities that only a small minority of the individuals of the swarms form ephippia." Nach Minkiewicz (1917, S. 58) ist *Bosmina longirostris* im Fischsee in der Tatra monozyklisch, ebenso in einem kleinen von O. Hartmann (1919) untersuchten Weiher bei Graz, wo aber „eine ausgesprochene, zirkumskripte Sexualperiode nicht existiert; es findet jedoch vom August bis September neben der mehr oder minder starken Parthenogenese Latenzeierproduktion statt" (O. Hartmann 1919, S. 38).

Daphnia. Daphnia hyalina, eine in Seen oder größeren Teichen des Alpen- und Voralpengebietes vorkommende pelagische Cladocere, fand Weismann (1879, S. 164) im Bodensee monozyklisch. Nach Burckhardt (vgl. Haempel 1918, S. 266ff.) hat sie in den anderen schweizer Seen die Gewohnheit, Dauereier zu bilden, ganz aufgegeben, ist also, wie die dänische *Daphnia hyalina* (Wesenberg-Lund 1908, p. 100ff.) azyklisch geworden; doch wurden von Brehm im Achen- und Erlaufsee und von Lantzsch im Zuger See Weibchen mit Ephippien gefunden. Von seinen eigenen Untersuchungen gibt Haempel an, aus ihnen erhelle, „daß die Hallstätter *Daphnia hyalina* perenniert, indem sie sich das ganze Jahr hindurch parthenogenetisch vermehrt, daneben aber auch Männchen und Ephippien (November 1911) hervorbringt. ... Männchen und Ephippien konnten nur im Jahre 1911 sicher nachgewiesen werden; erstere traten in den Monaten September bis Oktober auf, letztere wurden im gesamten Fange in Zweizahl sichergestellt, dagegen im Jahre 1912 trotz eifrigen Suchens gar nicht aufgefunden; ebenso keine Männchen. Für das Jahr 1912 würde demnach die bei vielen Planktologen verbreitete Ansicht, das Überwintern pelagischer Cladoceren gehe Hand in Hand mit ihrer Tendenz zum Verluste der zweigeschlechtlichen Vermehrung (Azyklie), zutreffen. Dem widerspricht aber das Jahr 1911, welches erkennen läßt, daß die Cladocere, ohne im Winter einzugehen, die Fähigkeit der zyklischen Fortpflanzung keineswegs ganz eingebüßt hat (Monozyklie)." — Von *Daphnia longiremis* G. O. Sars gibt Freidenfelt (1913, S. 242) an, er habe, „was die Sexualverhältnisse betrifft, ebensowenig wie Sars und

Lilljeborg Männchen oder ephippientragende Weibchen gefunden. Wenn auch damit keineswegs bewiesen ist, daß die sexuelle Fortpflanzung völlig in Wegfall geraten ist, spielt sie jedenfalls eine sehr untergeordnete Rolle".

Daphnia pulex soll, wie schon erwähnt wurde, nach Olofsson (1918, S. 252ff. und 417ff.) in Spitzbergen eine azyklische Fortpflanzungsweise aufweisen, die von der aller anderen Cladoceren insofern wesentlich abweicht, als sie bei dauernder Parthenogenesis einen ständigen Wechsel zwischen Subitan- und Dauereibildung darstellen soll. Männchen von *Daphnia pulex* sind bis jetzt in arktischen Gegenden überhaupt noch nicht gefunden worden, während sie weiter südlich häufig sind. In Spitzbergen werden aber trotzdem regelmäßig entwicklungsfähige Dauereier in Ephippien gebildet. Das ist das erste Beispiel dafür, daß bei Cladoceren trotz rein parthenogenetischer Vermehrung entwicklungsfähige Dauereier auftreten, und es wäre sehr erwünscht, daß der wichtige Befund bestätigt, durch Kulturversuche mit der spitzbergener *Daphnia pulex*-Rasse näher verfolgt und vor allem zytologisch untersucht würde.

Simocephalus vetulus O. F. M. ist nach Thiébaud (1909, p. 216) in „bassins qui ne se dessèchent pas et ne changent guère de niveau, comme le lac de Saint-Blaise", das ganze Jahr hindurch parthenogenetisch; aber „dans certains bassins qui se dessèchent régulièrement chaque année comme les mares à la Tène et celles des Goudebas, la femelle de *Simocephalus vetulus* forme en juin-juillet déjà un éphippium".

Scapholeberis mucronata O. F. M. verhält sich ebenso wie die letztgenannte Art. Thiébaud (1909, p. 217) berichtet: „Dans le lac de Saint-Blaise, je n'ai jamais trouvé de femelles à éphippium ni de mâles. Par contre, dans les mares de la Directe, *Scapholeberis* présente deux périodes sexuelles, une en juin, l'autre en novembre-décembre." Es sind also sowohl monozyklische wie polyzyklische Arten, die unter geeigneten Bedingungen zur Azyklie übergehen können.

Chydoriden. Die Fortpflanzungsverhältnisse der Chydoriden sind neuerdings eingehend und auch mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach dem Vorkommen von Azyklie von Weigold (1911) untersucht worden. Nach seinen Ergebnissen, die auf ausgedehnten eigenen Beobachtungen und gründlicher Durcharbeitung der Literatur beruhen, kommen ausschließlich azyklische Arten nicht vor; dagegen ist die Neigung zur Azyklie bei zahlreichen Arten vorhanden. Fast alle Chydoriden, denen es ihre Widerstandsfähigkeit irgend gestattet, versuchen zu überwintern, und manche haben sich der vollen Azyklie schon erheblich genähert. So haben sich bei *Eurycercus lamellatus* O. F. M. „scheinbar die meisten Kolonien, soweit ihnen günstige Bedingungen zur Überwinterung geboten wurden, soweit emanzipiert, daß die Hälfte der Kolonie, vielleicht auch ein größerer Prozentsatz — das hängt von der Gunst der Verhältnisse ab — nach den Gesetzen der Vererbung, einer Polyzyklie

mit ganz rudimentären ersten Sexualperioden, folgt, während der Rest schon bis zur azyklischen Fortpflanzung gelangt ist“ (S. 88). — Auch bei *Acroperus harpae* Baird ist Überwinterung die Regel. „Daß dieser überwinternde Teil der Kolonien nun aber, wie man erwarten könnte, und wie Weismann meint, schließlich doch noch, nämlich im Frühjahr, zur sexuellen Vermehrung schreite, dafür liegt gar kein Anhalt vor, und ein Übersehen der Sexualtiere im Frühjahr ist gerade bei dieser zweithäufigsten Chydoridenart und bei der Masse der überwinternden Tiere kaum möglich. Der überwinternde Teil der Kolonien, der die Parthenogenese auch den Winter hindurch fortsetzt, ist vielmehr bereits als azyklisch aufzufassen“ (S. 92). — Stark zur Azyklie neigt auch *Alona quadrangularis* O. F. M. (S. 95)[1]; von einer anderen *Alona*-Art berichtet Thiébaud (1908, p. 93): „Parmi les espèces acycliques il n'a que l'*Alona guttata* dont j'aie pu suivre le développement. Je n'ai jamais constaté pour elle des mâles ou des femelles à oeufs d'hiver. Été comme hiver, elle se reproduit parthénogénétiquement.“ (In der Oberlausitz ist die Art monozyklisch, Männchen sind von September bis Dezember häufig [Herr, 1917 S. 102.]) — Von *Alonella nana* Baird „zeigen sehr viele Kolonien eine starke Tendenz zur Azyklie überzugehen“ (S. 103). — *Chydorus sphaericus* O. F. M. endlich, eine Art, deren „Biologie eine wahre crux für die Cladocerenforscher ist, verhält sich fast in jedem Gewässer anders und in demselben Teiche in dem einen Jahre total anders als im vorhergehenden, im dritten anders als im zweiten. Temperatur- und vor allem Ernährungsdifferenzen werden offenbar von dieser Art intensiv ausgenützt. Sie schmiegt sich an alles an und ist beinahe durch nichts zu unterdrücken. Die vererbten alten Zyklen äußern sich noch hier und da, sind aber zeitlich so labil geworden, wie nur möglich. Überhaupt kann man hier alle, aber auch alle Phasen des zyklischen Verhaltens beobachten, vom kurzen Monozyklus über die Polyzyklie zum langen Monozyklus und zur Azyklie“ (S. 108). Im Flachlande ist bei dieser Art „Überwinterung unter fortdauernder Parthenogenese die Regel. In vielen Gewässern kann man fast oder ganz azyklisches Verhalten, wenigstens für ein Jahr, konstatieren. Man muß aber bei solchen Feststellungen sehr vorsichtig sein. Die meisten Angaben über Azyklie werden nur auf äußerster Einschränkung der unnötig gewordenen Sexualperioden beruhen, was allerdings praktisch auf eine Azyklie hinauskommt.“

3.

Überblickt man diese Angaben, die sich bei genauem Durcharbeiten der äußerst umfangreichen Literatur ohne Zweifel noch erheblich vermehren ließen, so scheint sich zunächst mit Sicherheit zu ergeben, daß

[1]) Doch haben nach Herr (1917, S. 96) auch die überwinternden Kolonien dieser Art in der Oberlausitz die Sexualität nicht verloren.

es rein azyklische Arten von Cladoceren nicht gibt, sondern nur, wie schon WEISMANN (1879, S. 176 und 212) schloß, azyklische Kolonien sonst heterogoner Arten. Aber auch diese partielle Azyklie ist wohl nicht in allen Fällen so sicher festgestellt, daß alle Zweifel ausgeschlossen wären. LANGHANS (1911 b, S. 164) macht auf eine Fehlerquelle aufmerksam: „Besonders bei *Chydorus lynceus* (und *Alonella nana*) sind die Männchen schwer zu erkennen und können leicht übersehen werden. Ein ungeübtes Auge kann eine Sexualperiode von *Chydorus* ganz übersehen.“ Ferner ist natürlich zu bedenken, daß nur solche Angaben brauchbar sind, die sich auf fortgesetzte, sich womöglich auf mehrere Jahre erstreckende Beobachtungen beziehen. LANGHANS (1911 a, S. 93) neigt dazu, das Vorkommen von Azyklie überhaupt ganz zu bezweifeln, und zwar einmal auf Grund der theoretischen Erwägung, daß die Möglichkeit des Fortbestehens einer Art bei dauernder Parthenogenese noch nicht erwiesen sei, und zweitens deswegen, weil auch an Orten, wo für bestimmte Arten Azyklie behauptet werde, sich doch gelegentlich Männchen, wenn auch meist nur in wenigen Stücken, fänden.

Beide Gründe scheinen mir nicht stichhaltig zu sein. Die Untersuchungen dieses Abschnittes beweisen wohl für eine ganze Reihe von Tierarten, daß sie sich dauernd parthenogenetisch vermehren können ohne irgendwelche Schädigung. Und was das gelegentliche Erscheinen von Männchen in mehr oder weniger großer Anzahl anbelangt, so müßte in jedem einzelnen Falle doch noch bewiesen werden, daß sie tatsächlich die Weibchen begatten und zur Dauereibildung veranlassen. Das aber ist nicht ohne weiteres sicher. Ich erinnere an den schon angeführten Befund von THIÉBAUD (1913, p. 169), wonach innerhalb von 10 Jahren bei *Bosmina coregoni* ein einzigesmal in einem Fang sich Männchen und Ephippialweibchen zeigten. Aber die Ephippien waren leer oder enthielten Embryonen, aber keine Dauereier. Hier kann also trotz des Auftretens von Männchen keine Befruchtung stattgefunden und die stete parthenogenetische Fortpflanzung unterbrochen haben. Diese ist vielmehr weitergegangen, denn wie alle anderen Cladoceren[1]) sind auch bei *Bosmina* die Geschlechtsweibchen befähigt, bei ausbleibender Befruchtung (wie auch nach der Ablage von Dauereiern) wieder parthenogenetische Subitaneier abzulegen (WEISMANN 1879, S. 134; LANGHANS 1911 b, S. 164).

Ich erinnere ferner daran, daß auch sterile Männchen vorkommen, wie eine Beobachtung von WEISMANN (1879, S. 134) zeigt: „Der Fall betraf eine ganze, sehr zahlreiche Colonie von *Moina rectirostris*, in welcher trotz der Anwesenheit zahlreicher Männchen keine Dauereier abgelegt wurden. Wohl trugen viele Weibchen ein Dauerei im einen Ovarium, aber dasselbe wurde nicht abgelegt, sondern zerfiel im Ovarium, und

[1]) Ausgenommen vielleicht gewisse marine Formen wie *Podon* und *Evadne* (vgl. KUTTNER 1911, S. 93).

wurde entweder dort resorbiert oder in gänzlich zerfallenem Zustand in den Brutraum entleert. Gleichzeitig bildeten sich im andern Ovarium Sommereier und die Thiere waren somit zur Parthenogenese übergegangen. Das Räthsel löste sich durch eine genaue Untersuchung der Männchen: diese waren nämlich sämmtlich steril."

Überdies scheint mir noch eine andere Möglichkeit vorzuliegen, wie das gelegentliche Auftreten von Männchen und Ephippialweibchen bei sonst herrschender Azyklie zu erklären ist: nämlich die rezente Verschleppung heterogoner Formen durch Vögel. Da von ein und derselben Art sehr häufig heterogone Populationen in kleinen Gewässern vorkommen, die manchmal in unmittelbarer Nähe größerer Teiche oder Seen liegen, in denen dieselbe Art in azyklischen Kolonien vorhanden ist, so muß eine solche gelegentliche Verschleppung geradezu unvermeidlich sein. Wird die azyklische Form in kleine Gewässer verschleppt — was allerdings schwer möglich erscheint (vgl. Burckhardt 1900, S. 682) —, so wird sie, sofern sie obligatorisch azyklisch ist, beim Austrocknen oder Einfrieren des Tümpels zugrunde gehen; wird aber die heterogone Form in das größere Gewässer gebracht, was bei ihrer Befähigung zur Dauereibildung leicht möglich ist, so wird sie sich sehr wohl eine Zeit lang erhalten können, der Zahl nach aber natürlich hinter den Vertretern der azyklischen Kolonie zurücktreten müssen. Die vereinzelt auftretenden Geschlechtstiere würden dann also gar nicht zu der azyklischen Population gehören und in deren Generationszyklus wahrscheinlich auch gar nicht eingreifen, da die Subitaneier nicht befruchtet werden können (Weismann 1879, S. 218) und andere Eier von den Weibchen der azyklischen Stämme vermutlich gar nicht gebildet werden.

Auffälligerweise ist diese Fehlerquelle, so viel ich sehe, in der Cladocerenliteratur nicht berücksichtigt worden; man scheint im Gegenteil solche Vermischung von Stämmen verschiedener Standorte für ausgeschlossen zu halten. So stellt z. B. Gruber (1913) fest, daß eine Kolonie von *Scapholeberis mucronata* im Wasserburger Bühel jetzt monozyklisch ist, während Weismann 40 Jahre früher am selben Standort die gleiche Art dizyklisch fand. Der Widerspruch zwischen beiden Befunden kann, so meint er, „entweder darauf beruhen, daß zur Zeit der damaligen Beobachtungen irgendwelche, jetzt nicht mehr festzustellende äußere Ursache während der labilen Periode eine Sexualität hervorrief, oder aber, daß die jetzt monocyclische Rasse vor 40 Jahren noch eine Dicyclie zeigte" (l. c., S. 559). Mit der Möglichkeit, daß inzwischen von einem anderen Standort eine monozyklische Form eingeschleppt worden wäre, die die dizyklische verdrängt oder wenigstens sich mit ihr vermischt hätte, wird nicht gerechnet. Ich muß es natürlich den Cladocerenforschern überlassen, die Tragweite dieser Fehlerquelle zu beurteilen. —

Alles in allem glaube ich, daß man das wirkliche Vorkommen dauernd azyklischer Stämme bei einer ganzen Anzahl von Clado-

cerenarten als genügend gesichert ansehen kann, wenn auch noch keine Art als ausschließlich azyklisch nachgewiesen worden ist. Das ergibt sich nicht nur aus den vorliegenden Beobachtungen, sondern es wird auch nahegelegt durch die Ergebnisse der Zuchtversuche.

4.

Kulturversuche mit Cladoceren sind in erster Linie im Hinblick auf das Problem der Geschlechtsbestimmung durchgeführt worden; ich verweise auf die zusammenfassende Darstellung bei Schleip (1912, S. 202—215). Da es sich dabei zum Teil um die Frage handelt, wodurch der Übergang von der parthenogenetischen zur bisexuellen Fortpflanzungsweise bedingt wird, und durch welche Faktoren diese ganz ausgeschaltet werden kann, so sind die Ergebnisse dieser Versuche von unmittelbarer Bedeutung für unser Problem der Möglichkeit dauernder Parthenogenesis bei Cladoceren.

Schon 1892 gibt de Kerhevé (p. 227, Anm. 1) an, daß er *Daphnia psittacina* Baird, eine an sich heterogone Art, aus Dauereiern 2 Jahre lang durch 18 Generationen in rein parthenogenetischer Vermehrung erzogen habe, ohne daß sich Anzeichen einer Schwächung gezeigt hätten. Langhans (1909, S. 291) behauptet dann, nachdem er darauf hingewiesen hat, daß die eigenen Stoffwechselprodukte schädigend auf die Cladoceren einwirkten, es sei „leicht möglich, durch stete Übertragung der Subitanweibchen in frisches Wasser das Eintreten der Dauereibildung hintanzuhalten und eine beliebig lange ungeschlechtliche Fortpflanzungsperiode herbeizuführen. Vielleicht hängt damit auch der Ausfall der jährlichen Geschlechtsperioden bei gewissen Cladocerenpopulationen großer Alpenseen zusammen.“

Spätere Untersuchungen haben aber dann gezeigt, daß die Sache doch wesentlich verwickelter ist als Langhans hier vermutet. Zwar nehmen auch heute noch einige Forscher an, daß lediglich äußere Verhältnisse und ihre periodischen Veränderungen die zyklische Fortpflanzungsweise bedingten, daß also bei gleichmäßigen äußeren Bedingungen dauernde Parthenogenesis herrsche. So behaupten Grosvenor und Smith (1913, p. 513) für *Moina rectirostris*: „We were, in fact, able by keeping the parthenogenetic females isolated in an incubator at about 28° C to inhibit absolutely and for an indefinite period the production of sexual forms.“ Sie führten die rein parthenogenetische Zucht in sechs Linien durch, bei einer Linie in 8 Generationen mit 413 Individuen; insgesamt waren es 1167 Stück. Und sie bestreiten auf Grund ihrer Ergebnisse, daß für *Moina rectirostris* Weismanns Satz gelte, „that the life-cycle is an hereditarily fixed process which runs its course independently of external conditions“ (1913, p. 519). Und ähnlich schließt Agar (1914), der *Simocephalus vetulus* in drei Linien 46, 18 und 17 Generationen lang rein par-

thenogenetisch erzog. In den beiden letzteren Linien traten sexuelle Formen überhaupt nicht auf, in der ersten einige wenige innerhalb der ersten Generation, später blieb sie unter den Bedingungen des Versuchs dauernd rein parthenogenetisch. „Parthenogenesis lasted therefore for nearly four times as many generations as may be expected in nature and at the end of the experiment no trace of loss of vigour was detectable" (l. c., p. 183). Für die zyklische Fortpflanzungsweise wird daraus geschlossen: „The sexual cycle (obligatory parthenogenesis — labile period — obligatory or prepondering sexuality, often accompanied under experimental conditions by ‚degeneration') is, when present, due entirely to the cumulative effect of an unfavourable environment or to an actual though often unsuspected change from a favourable to an unfavourable environment" (p. 192). Die gleiche Art hat übrigens Banta (1916) 4 Jahre lang parthenogenetisch gezüchtet, ebenso vier andere nicht namhaft gemachte Spezies von Cladoceren, von denen nur eine Linie einige wenige Männchen lieferte. Doch traten in einer Linie von *Simocephalus vetulus* in der 131. Generation neben normalen Weibchen viel Männchen und verschiedene Zwischenstufen zwischen Männchen und Weibchen auf, die sich als mehr oder weniger erblich erwiesen.

Diese Versuchsergebnisse und Schlußfolgerungen stimmen nicht mit dem überein, was andere Forscher, zum Teil an den gleichen Objekten, gefunden und geschlossen haben. So hat Papanicolau (1910 a und b) bei *Simocephalus vetulus* ein Zunehmen der sexuellen Tendenz bei einer in Zimmertemperatur gehaltenen Kolonie festgestellt und gefunden, daß der ganze Zyklus ganz unabhängig von äußeren Bedingungen ablaufen kann. Vor allem aber haben Woltereck (1909, 1910, 1911) und seine Schüler nachgewiesen, daß auf den Wechsel von parthenogenetischer und bisexueller Vermehrung äußerliche Einwirkungen zwar unter Umständen einen deutlichen Einfluß haben können, daß solche Einflüsse aber nur durch Eingreifen in einen inneren Ursachenmechanismus wirksam sind, welcher zu gewissen Zeiten von außen beeinflußt werden kann, zu anderen Zeiten nicht (Woltereck 1911, S. 126).

Dabei ist nun aber für unsere Frage von besonderer Wichtigkeit, daß es sehr wohl gelingt, trotz dieses Bestehens eines inneren von den Einflüssen der Umgebung nicht abhängigen Rhythmus manche Arten jahrelang ausschließlich parthenogenetisch sich fortpflanzen zu lassen. So hat Woltereck (1909, S. 155; 1910, S. 150; 1911, S. 110) eine *Daphnia pulex* — die Art pflegt sonst polyzyklisch zu sein —, aus dem warmen See des Astronikraters in den Phlegräischen Feldern seit Frühjahr 1906 rein parthenogenetisch erzogen. Es tritt bei dieser Form auch dann kein einziges Männchen oder Ephippium auf, wenn die Tiere bei Nahrungsmangel oder einer Temperatur von 5° C kultiviert werden. Sie schränken dann ihre Eiproduktion allmählich ganz ein und gehen schließlich zugrunde, zeigen aber keine Spur von Sexualität. Wie Haack (1918, S. 358) mitteilt,

ist diese *Daphnia pulex* bis heute parthenogenetisch geblieben, also seit 12 Jahren. „Die Form ist eine typische *Daphnia pulex*, die weder in bezug auf die Körperform noch auf das Abdomen irgendwelche Verschiedenheit aufweist. Der einzige Unterschied dieser Variante liegt in der Gestalt des Kopfes. Der Stirnrand der Rostrumzone ist unter dem Auge eingesenkt, wodurch der vordere Rostralrand stark vorgeschoben erscheint. Die Rücken- und Fornixzone ist schmäler als bei der eigentlichen *Daphnia pulex*. Kommt *Daphnia pulex* vom Astronisee in andere Teiche, so kann sie wohl das vorgeschobene Rostrum reduzieren und den Habitus einer echten *Daphnia pulex* erhalten, doch bleibt die Eigentümlichkeit bestehen, daß niemals Männchen, also auch niemals Ephippien auftreten, sondern die Fortpflanzung rein parthenogenetisch ist."

Am natürlichen Standorte, im Astronisee, hatte Woltereck (1910, S. 150) Männchen gefunden. Er hat aber „versäumt, speziell diejenigen isolierten Linien, welche jetzt asexuell sind, im Anfang auf ihre Sexualität durch verschiedene Milieueinwirkungen zu prüfen. So ist es wenigstens nicht ausgeschlossen, daß gerade diese Linien von vornherein erblich asexuell waren." Das würde also bedeuten, daß in der *Daphnia pulex*-Kolonie des Astronisees nebeneinander azyklische und heterogone Bestände vorkämen.

Auch *Daphnia longispina* aus dem Lunzer See, wo sie monozyklisch ist, konnte Woltereck (1910, S. 151; 1911, S. 111) von 1908—1911 parthenogenetisch weiterzüchten. Aber bei dieser Art bleibt die Entstehung von Geschlechtsgenerationen nicht dauernd völlig unterdrückt: nachdem die Kultur 1½ Jahr lang keine Männchen und Dauereier geliefert hatte, traten wieder einige Männchen auf. Ebenso bei *Daphnia obtusa* (einer in ihrem freien Vorkommen übrigens polyzyklischen Art), nachdem sie etwa 16 Monate lang asexuell gewesen war.

Besonderes Interesse verdienen die Befunde an einer aus Frederiksborg stammenden *Hyalodaphnia cucullata* (Woltereck 1910, S. 152; 1911, S. 112). Diese an sich dizyklische (nach Wesenberg-Lund 1908, p. 131ff. in manchen dänischen Seen azyklische) Spezies verhielt sich in einigen Kulturen so, daß nach fast einjähriger Dauer der Parthenogenesis der Entwicklungsgang in „absolute Bisexualität" ausmündete; d. h. die zuletzt entstandenen Weibchen waren durchaus unfähig, etwas anderes als Männchen und Dauereier zu erzeugen. In der Mehrzahl der Fälle setzte aber die parthenogenetische Vermehrung sich fort, indem entweder eine Anzahl der Weibchen auch in der letzten Generation Subitaneier bildeten, oder indem ephippientragende Weibchen nach der Erzeugung von Männchen und Dauereiern wieder mit großer Energie und in sichtlich ungeschwächter Vitalität zur Bildung parthenogenetischer Eier schritten. Das war sogar dann noch möglich, wenn sämtliche Weibchen der Kultur schließlich Ephippien trugen. Die Zuchten, welche von solchen isolierten Weibchen nach vorhergegangener Ephippienbildung gewonnen worden

waren, ergaben, daß von irgendeiner Degeneration dieser Tiere nicht die Rede sein konnte. Die Kulturen gelangten früher oder später in denjenigen Zustand, der für gewöhnliche Zuchten, d. h. aus befruchteten Dauereiern gewonnene, charakteristisch ist: in den Zustand der unbeeinflußbar autogenen Vermehrung, darauf folgt eine neue labile Periode, endlich eine hochgradige Bisexualität, aus der wiederum ohne Amphigonie zur Parthenogenesis zurückgekehrt werden kann.

Auch LANGHANS (1911 b, S. 164) weist übrigens darauf hin, daß „bei allen Sexualperioden aller Cladoceren Parthenogenese nebenher läuft. Jedes Weibchen, das ein Ephippium gebildet und abgeworfen hat, besitzt die Fähigkeit, weiterhin sofort, oder nach Bildung einiger weiterer Ephippien, wieder zur Parthenogenese überzugehen. Im Grunde ist also jede Sexualperiode eine unvollkommene. Ob nach der Sexualperiode die Parthenogenese weiterlaufen kann oder durch Zugrundegehen aller Individuen unterbrochen wird, hängt von äußeren Umständen ab und hat mit der Sexualperiode selbst nichts zu tun."

5.

Auf Grund der angeführten experimentellen Untersuchungen können wir behaupten, daß es eine ganze Anzahl von Cladocerenarten gibt, die sich unter den Bedingungen des Versuches viele Jahre lang in reiner Parthenogenesis aufziehen lassen, ohne erkennbare Zeichen von Degeneration zu zeigen. Dabei lassen sich diese Arten in zwei Gruppen bringen, zwischen denen wohl auch Übergänge vorhanden sind. Die eine Gruppe verhält sich wie die typisch azyklischen Formen der großen Seen, sie bringt dauernd nur parthenogenetisch sich vermehrende Weibchen hervor, und die Geschlechtsgeneration ist ganz ausgeschaltet. Bei der zweiten Gruppe kommt es zwar noch gelegentlich zur Bildung von Geschlechtstieren, diese greifen aber nicht mehr in den Vermehrungsgang ein.

Diese Befunde der experimentellen Forschung sind eine starke Stütze für die Ansicht, daß in der Natur tatsächlich rein azyklische Formen mit dauernd ausschließlich parthenogenetischer Vermehrungsweise vorkommen, und das Verhalten der zweiten Gruppe weist darauf hin, daß nicht einmal das gelegentliche oder mehr oder weniger regelmäßige Erscheinen von Männchen und Ephippialweibchen bei Stämmen, die im Verdachte der Azyklie stehen, ohne weiteres als ein Anzeichen dafür angesehen werden kann, daß die Azyklie der betreffenden Form durch amphimiktische Vermehrung unterbrochen werde. Es muß im Gegenteil als nicht unwahrscheinlich gelten, daß vielfach neben der Heterogonie dauernde Parthenogenesis nebenherläuft, sei es dadurch, daß eine Anzahl parthenogenetischer Weibchen auch noch in den sonst bisexuellen Geschlechtsfolgen entstehen, sei es dadurch, daß Ephippialweibchen nach

dem Abwerfen der Ephippien wieder Subitaneier ablegen.[1]) In beiden Fällen ist allerdings Voraussetzung, daß der Standort mit seinen Eintrocknungs-, Gefrierungs- und Ernährungsverhältnissen die Weiterdauer der Weibchen nicht ausschließt.

Damit ist auch der Weg angedeutet, wie die Azyklie zustande gekommen sein mag. „Die azyklischen Rassen leben seit sehr langer Zeit in Gewässern, welche ihnen das ganze Jahr über die Mittel für eine hinreichende Assimilation gewähren, so daß zunächst fakultative Parthenogenese beibehalten werden konnte, die dann im Laufe der Zeit zur obligatorischen Parthenogenese erstarrte" (Woltereck 1909, S. 155).

Freilich sind weitere Versuche dringend erwünscht. Vor allem müßten die azyklisch gewordenen Formen der großen Seen in Zucht genommen und ihr Verhalten mit dem Verhalten heterogoner Stämme derselben Art verglichen werden. Denn wir wissen noch nicht, ob die Parthenogenesis der azyklischen Cladoceren wirklich obligatorisch ist. Auch fehlen noch vergleichende zytologische Untersuchungen zyklischer und azyklischer Formen.

Daß die Subitaneier der Daphniden nur ein Richtungskörperchen bilden, die Dauereier aber deren zwei, wurde von Weismann und Ischikawa (1888, S. 5ff.) für eine Anzahl von Arten nachgewiesen. Kuehn (1908) zeigte dann für *Daphnia pulex* und *Polyphemus pediculus*, daß bei den Reifungsteilungen im Ei der parthenogenetischen Generation keine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, so daß allenthalben die somatische Chromosomenzahl vorhanden ist. Männchen wurden von Chambers (1913) und Taylor (1914) zytologisch untersucht. Ersterer fand bei *Simocephalus vetulus* Reduktion der Chromosomenzahl während der Spermatogenese und beschreibt eine Degeneration von ungefähr der Hälfte der Spermatiden. Er nimmt an, daß es die männchenerzeugenden Gameten sind, die zugrunde gehen, womit es sich erklären würde, daß aus den befruchteten Dauereiern stets Weibchen hervorgehen.[2]) Taylors Objekt war *Daphnia pulex*. Auch bei dieser Art findet bei der Spermatogenese die Reduktionsteilung statt, degenerierende Spermatozoen fanden sich indessen nicht. Die Frage nach dem Vorkommen von männchen- und weibchenerzeugenden Spermatozoen bei Cladoceren ist also allgemein noch nicht geklärt. Wohl aber ergibt sich aus den vorliegenden zyto-

[1]) Offenbar aber nicht dadurch, daß sich etwa unbefruchtete Dauereier parthenogenetisch entwickelten. Daß das unmöglich ist, hat schon Weismann (1877, Teil IV) bewiesen. Es wäre recht interessant, wenn versucht würde, unbefruchtete Dauereier mit den modernen Methoden der experimentellen Parthenogenesisforschung zur Entwicklung zu bringen. Wie die oben (S. 47) erwähnten Befunde von Olofsson an der arktischen *Daphnia pulex*, deren Dauereier parthenogenetisch sein sollen, zu deuten sind, insbesondere ob es sich dabei um echte Dauereier handelt, bleibt abzuwarten.

[2]) So ist es bei den Aphiden.

logischen Befunden, daß sowohl die thelytoke wie die amphoterotoke Parthenogenesis der Cladoceren somatische Parthenogenesis ist. Die Männchen sind also nicht etwa wie bei der Biene haploid, sondern alle Individuen sind diploid. Man wird erwarten können, daß die azyklischen Cladoceren auch diploid sind, und daß bei ihnen die Reduktionsteilung bei der Eibildung immer unterbleibt. Es wäre aber nicht ausgeschlossen, daß wie bei *Artemia* die dauernd parthenogenetischen Formen etwa tetraploid wären. Das muß die vergleichende Untersuchung azyklischer und heterogoner Stämme derselben Spezies ergeben.

G. *Rhizocephala.*

Hier ist eine weiterer Klärung bedürftige Angabe von Smith (1906, S. 33) über *Sylon* zu erwähnen: „I am convinced that *Sylon* is structurally female and not hermaphrodite, and its method of reproduction must be either parthenogenetic or else by means of dwarf males. Since no one has ever seen a trace of these males, we may expect that parthenogenesis will be found to occur in this form."

H. *Myriapoda.*

Experimentell sichergestellte Fälle von Parthenogenesis bei Tausendfüßen sind mir nicht bekannt geworden, wohl aber einige Angaben, auf Grund deren man vermuten kann, daß sie bei einigen Arten vorkommt.

So gibt Reinecke (1910) gelegentlich seiner Untersuchungen über *Polyxenus lagurus* de Geer an (S. 868): „Unsere Kenntnis über die Fortpflanzungserscheinungen der Polyxeniden sind zurzeit zum Teil noch sehr lückenhaft. Es hat noch niemand Pärchen gesehen, die sich in Kopulation befanden. Auffällig ist außerdem der Umstand, daß deutsche Forscher wie Bode und vom Rath, denen immerhin zahlreiche Exemplare für ihre Untersuchungen zur Verfügung standen, kein einziges Männchen entdecken konnten. Auch mir ist es bisher nicht gelungen, unter Tausenden von gesammelten Tieren auch nur ein Männchen ausfindig zu machen." Er hat (S. 889) von Anfang Mai 1909 bis Februar 1910 allwöchentlich Hunderte von Tieren gesammelt, aber niemals ein Männchen gefunden, dagegen festgestellt, daß sich im Receptaculum seminis der untersuchten Weibchen keine Spermatozoen vorfanden. Daher hält er es „für wahrscheinlich, daß die Fortpflanzung auf parthenogenetischem Wege geschieht. Dieser Fall würde nicht vereinzelt dastehen, da eine derartige Vermehrungsweise für verschiedene Chilopoden- und Diplopodengattungen bereits nachgewiesen ist. Es gilt dies, wie mir Herr Dr. Verhoeff persönlich mitteilte, nach seinen Beobachtungen für *Lamyctes fulvicornis* (Chilopoden), *Nopoiulus palmatus caelebs*, *Gervaisia costata* und wahrscheinlich auch für die neue Glomeridengattung, welche er erst vor kurzem

angezeigt hat. Nach den Angaben von Fabre und Latzel kann man kaum bezweifeln, daß in manchen Gegenden Männchen vorkommen, aber ebenso sicher ist, daß an anderen Orten Männchen gänzlich fehlen."

Für *Nopoiulus palmatus caelebs* Verhoeff vermutet Verhoeff (1907, S. 278) parthenogenetische Fortpflanzungsweise wegen des Fehlens der Männchen unter vielen Hunderten von Individuen verschiedener Standorte. Zuchtversuche liegen nicht vor. Auch bei *Nopoiulus palmatus salicis* fehlt anscheinend das männliche Geschlecht völlig. Im Hinblick auf die von ihm angenommene Parthenogenesis sagt Verhoeff (1907, S. 278): „Wir haben hiermit unter den Diplopoden ein Gegenstück zu *Lamyctes fulvicornis* (Mein.) unter den Chilopoden." Auch *Titanosoma jurassicum* Verhoeff „scheint sich parthenogenetisch fortzupflanzen" (Verhoeff 1911, S. 458).

Unter den Chilopoden sind es außer *Lamyctes* verschiedene Arten von *Geophilus*, für die Parthenogenesis vermutet worden ist, und zwar von Sograff (1882, S. 582): „Die Geophili scheinen mir außer geschlechtlicher Entwicklung auch eine Parthenogenesis zu haben. Ich sammelte im April 28 Weibchen von *Geophilus proximus* (die Männchen konnte ich in dieser Zeit nicht finden) und setzte sie in ein Glasgefäß; die Receptacula seminis von 3 von mir präparierten Exemplaren waren ganz leer; vom 4. bis 6. Juni a. S. legten 9 Weibchen (von 17, welche im Gefäße lebendig blieben) Eier und diese Eier fingen an sich zu entwickeln; leider waren sie nach 2 Tagen von Schimmelpilzen vernichtet. Ihre Entwicklung wich nicht von der Entwicklung der im Freien abgelegten und während der Excursionen gesammelten Eier ab."

I. *Arachnoidea.*

1. Araneina.

Ob bei den echten Spinnen Parthenogenesis vorkommt, muß trotz einiger weniger positiver Angaben zweifelhaft erscheinen; nach Montgomery (1903, p. 139) ist sie „very rare among spiders, and it is probable that most species do not show it at all". Bugnion (1910, p. 265) schließt auf Parthenogenesis bei *Theridium triangulifer* Walk. auf Grund einer Angabe von Doumerc: „Doumerc (1840) a observé une femelle de *Theridion triangulifer* (araignée) qui, gardée en captivité dès l'automne, a donné, le 23 avril, une ponte parthénogénétique d'où naquirent exclusivement des mâles; le 10 mai une deuxième ponte mâle, semblable à la première; le 16 juin, après la copulation, un cocon d'où naquirent exclusivement des femelles; le 28 juin, un cocon d'où naquirent de nouveau des mâles." Aber Doumerc gibt in der angeführten Arbeit ausdrücklich an, daß die betreffende Spinne begattet war und bemerkt (1840, p. 422), es sei bekannt, „qu'un seul accouplement suffit pour féconder les femelles pour plusieurs

pontes, et même d'une année à l'autre". Auch die beiden vor der Frühjahrskopulation abgelegten Kokons, von denen übrigens der zweite nicht, wie BUGNION angibt, männliche, sondern (DOUMERC 1840, p. 423) weibliche Eier enthielt, dürften daher nur befruchtete Eier gehabt haben.

Auch die Beobachtung von CAMPBELL (1882) über Parthenogenesis bei der Hausdeckenspinne *Tegenaria Guyonii* GUÉRIN ist nicht ganz sicher. Er fand, daß die von ihm 11 Monate lang isoliert gehaltene Spinne Eier ablegte, von denen sich einige wenige entwickelten, und schließt auf Parthenogenesis vor allem daraus, daß das Weibchen sich während der Gefangenschaft noch zweimal häutete und also unbegattet sein mußte, da die Geschlechtsreife erst nach der letzten Häutung eintreten soll. Ähnliches gilt von der Angabe DAMINS (1893) über Parthenogenesis bei *Filistata testacea* LATR. Ein isoliertes Weibchen legte Eier, von denen sich 67 Stück entwickelten. Das Weibchen war im Freien gefangen worden und hatte sich vor der Eiablage noch 3 mal gehäutet, woraus DAMIN schließt, daß es unbegattet sein mußte, als er es in Sonderzucht nahm. Das Männchen ist von dieser Art übrigens nach seinen Angaben trotz der großen Häufigkeit des Weibchens sehr selten und bis 1893 nur einmal in Madeira gefunden worden; DAMINS Versuchstier stammte von der kroatischen Küstengegend.

Gesicherter ist die Beobachtung von TULLGREN (1906), wonach sich eine in Gefangenschaft gehaltene *Teutana grossa* C. K. parthenogenetisch vermehrt hat. TULLGREN ist geneigt, anzunehmen, daß Parthenogenesis unter den Spinnen, auch im Freien, gar nicht selten ist (l. c., p. 189). Doch ist für mehrere Arten ausdrücklich das Gegenteil festgestellt worden. So fand LÉCAILLON (1913, p. 285), daß Weibchen von *Agalena labyrinthica* CL. und von *Odios spongitarsis* L. DUFOUR, die nicht begattet worden waren, nur entwicklungsunfähige Eier ablegten. Auch beobachtete er, daß in sechs Kokons von *Chiracanthium punctorium* VILLERS neben 958 befruchteten Eiern, die sich entwickelten, 92 unbefruchtete enthalten waren, die nicht entwicklungsfähig waren.

Von einer mexikanischen Spinne, *Coenothele grégalis* E. SIMON gibt SEMICHON (1910) an, sie sei „une Araignée sociale, même à l'état adulte, et dans ses colonies nombreuses, les femelles seules sont connues". Ob das auf Parthenogenesis hindeutet, oder ob etwa die Männchen außerhalb der Netzgemeinschaften leben, muß dahingestellt bleiben.

2. Acarina.

Bei der Milbe *Trombidium fuliginosum* HERM. fand HENKING (1882, S. 594), daß isolierte Tiere, die sich aller ihrer reifen Eier vollständig entledigt hatten, nach 4—6 Wochen von neuem Eier ablegten, die sich als entwicklungsfähig erwiesen. „Da ein Receptaculum seminis bisher bei diesen Thieren nicht aufgefunden wurde und wohl auch nicht vorhanden

ist, so bleibt uns nur die Annahme einer parthenogenetischen Fortpflanzung übrig." Welches Geschlecht die parthenogenetisch entstandenen Milben hatten, wird leider nicht angegeben. Normalerweise scheint Begattung und Befruchtung die Regel zu sein.

Experimentell sichergestellt ist die Parthenogenesis bei verschiedenen Arten von *Tetranychus*, der Spinnmilbe.

Tetranychus telarius L. ist bisexuell, unbefruchtete Eier sind aber entwicklungsfähig und liefern ausnahmslos Männchen, wie Ewing (1914, p. 24) fand, der von mehreren jungfräulichen Weibchen insgesamt 166 Nachkommen aufzog, die alle männlich waren. Nach Exper. Station Record, Vol. 9, 1898, p. 859 hat das auch schon Perkins (1896) gefunden, der außerdem feststellte, daß nachträglich noch begattete Weibchen, die erst parthenogenetisch nur Männchen geliefert hatten, später eine Mehrzahl von Weibchen ergaben. Ob das darauf beruht, daß befruchtete Eier Männchen und Weibchen liefern, oder darauf, daß begattete Weibchen befruchtete Weibcheneier und parthenogenetische Männcheneier ablegen, läßt sich den Mitteilungen nicht entnehmen. Jedenfalls ist die Parthenogenesis sicher arrhenotok.

Für *Tetranychus bimaculatus* Harvey gilt genau das gleiche, wie die Zuchtversuche von Parker (1913) ergaben.

Tetranychus gloveri Banks ist von Morgan (1897) untersucht worden. Männchen sind bei dieser Art selten. Morgan vermutete daher parthenogenetische Fortpflanzung. „In order to test this matter more thoroughly and to avoid all chances of error, eggs were taken, placed separately in different cages and were watched carefully until the adult stage was reached. All proved to be females and each soon began depositing egg, the hatching of which determined definitely the agamic nature of the mite" (l. c., p. 133). Danach sollte man annehmen, daß thelytoke Parthenogenesis vorläge. Indessen ist der Schluß nicht sicher, da Morgan keine Angaben über das Geschlecht der aus den unbefruchteten Eiern entstandenen Tiere macht. Überdies ist *Tetranychus gloveri* nach Mcgregor (1912, p. 2) synonym mit *Tetranychus bimaculatus*, bei dem Parker arrhenotoke Parthenogenesis festgestellt hat. Auch Mcgregor gibt übrigens an (l. c., p. 4), daß unbefruchtete Eier seines *Tetranychus bimaculatus*, der wie *Tetranychus gloveri* an Baumwollstauden vorkommt, entwicklungsfähig sind, sagt aber auch nichts über das Geschlecht der parthenogenetisch erzeugten Tiere.

Der Umstand, daß bei anderen Arten der Gattung arrhenotoke Parthenogenesis sichergestellt ist, würde an sich das Vorkommen thelytoker Parthenogenesis bei *Tetranychus gloveri* nicht ausschließen, da beide Fortpflanzungsarten auch sonst, z. B. bei Hymenopteren, nicht selten nebeneinander in derselben Gattung vorhanden sind. Hier sind weitere Versuche erwünscht, zu denen sich die leicht zu züchtenden Tiere offenbar gut eignen würden.

Tetranychus lintearius Dufour, in manchen Gegenden von Frankreich häufig an Ulex, verhält sich vielleicht ähnlich wie *Tetranychus gloveri*, da die Männchen auch bei dieser Art selten sind (Jourdain 1903). Nach Reh (1913, S. 98) beobachtete Zehntner bei *Tetranychus exsiccator* Zehntn. „auch Parthenogenese".

Gamasidae. Für einige Gamasiden wird Parthenogenesis angegeben. So von Berlese (1882, p. 92ff.) für *Gamasus stercorarius* Kram. und *Gamasus tardus* Koch, von Trouessart (1894) für *Syringobia chelopus* Trouess. et Neum. und für *Gamasus auris* Leidy (Trouessart 1902). In allen diesen Fällen, die weiterer Klärung bedürfen, wird aber nicht reine Parthenogenesis, sondern Heterogonie vermutet, und auch deren Bestehen ist, wie Freund (1910, S. 331) für *Gamasus auris* angibt, noch durchaus zweifelhaft (vgl. auch Foà 1900).

Ixodidae. Die an *Boa constrictor* und *Bufo sp.* in Brasilien vorkommende Zecke *Amblyomma agamum* de Beaurep. ist nur in Weibchen bekannt. Sie läßt sich leicht an allen landbewohnenden Kaltblütern züchten. de Beaurepaire Aragao (1912, S. 108) fand bei seinen Zuchtversuchen, daß die Art in zwei Versuchsreihen sich durch drei und zwei aufeinanderfolgende Generationen parthenogenetisch vermehrte. „Von Tausenden von ausgewachsenen, während der Versuche erhaltenen Individuen gehörte bis heute nicht ein einziges dem männlichen Geschlecht an." Danach scheint hier also dauernde thelytoke Parthenogenesis vorzuliegen.

3. Tardigrada.

Bei dem Bärentierchen *Macrobiotus macronyx* Duj. fehlen in den späteren Monaten des Jahres Männchen, während sie im Frühjahr häufig sind. Da die Weibchen aber auch später entwicklungsfähige Eier legen, vermutet Henneke (1911, S. 723), „daß ein ähnlicher Wechsel von parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Generationen vorliegt, wie er für Rotatorien, Aphiden und andere Tiere beschrieben ist."

K. *Insecta.*

1. Aptera.

R. und H. Heymons (1905) geben an, es sei ihnen gelungen, „festzustellen, daß bei verschiedenen Arten der Gattung *Machilis* Parthenogenese eine regelmäßige Erscheinung ist. Aus den parthenogenetisch abgelegten Eiern gehen weibliche Individuen hervor, die zwar im Besitze eines paarigen Receptaculum seminis sind, das aber wegen des Fehlens oder des sehr seltenen Auftretens des Männchens in der Regel ungefüllt bleibt." Ausführliches darüber scheinen sie nie veröffentlicht zu haben. Nach Baer

(1912, S. 11) muß es zunächst noch zweifelhaft erscheinen, ob die Heymonsschen Angaben richtig sind. Baer fand manchmal mehr Männchen als Weibchen, im allgemeinen freilich immer mehr Weibchen; er beobachtete zweimal die Begattung und fand bei den Männchen gut ausgebildetes Sperma.

Ebensowenig durch Versuche gesichert ist die folgende Angabe von Verhoeff (1912, S. 231): „Schließlich möge darauf hingewiesen werden, daß die zahlreichen Individuen aller Formen von *Forbicina* (= *Teutonia*), welche ich bisher untersucht habe, ausnahmslos weiblichen Geschlechtes sind, so daß wenigstens bei unserer *Forbicina germanica* Verh. an einer parthenogenetischen Fortpflanzung nicht mehr zu zweifeln ist."

2. Orthoptera.

Mantidae. Für *Mantis religiosa* und *Sphodromantis bioculata* hat Przibram (1909, S. 607) durch Zuchtversuche, zu denen vom Ei an in strenger Vereinzelung aufgezogene Weibchen verwendet wurden, ausdrücklich festgestellt, daß bei ihnen keine Parthenogenesis vorkommt. Dagegen gelang es ihm dadurch, daß er eine künstlich gewonnene Spermatophore aus einer männlichen *Mantis religiosa* in weibliche *Sphodromantis* einführte, deren Eier zur Entwicklung zu veranlassen. Da die sich daraus entwickelnden Tiere bis einschließlich der geschlechtsreifen Imago die rein mütterlichen Eigenschaften der *Sphodromantis* zur Schau trugen, so vermutet Przibram induzierte Parthenogenesis.

Phasmidae. Bei Phasmiden wurde das Vorkommen von Parthenogenesis zum ersten Male durch v. Wuelfing bei *Eurycnema herculeanea* Charp. festgestellt (vgl. v. Brunn 1897). Er zog in Java von diesem Insekt drei Generationen rein parthenogenetisch auf. Dabei entstanden nur Weibchen. Die Lebenskraft schien aber in der dritten Generation geschwächt zu sein. Ohne Kenntnis dieser Versuche hat Hanitsch (1902) bei demselben Tier Parthenogenesis gefunden. Er erzog zwei Generationen; es entstanden ausschließlich Weibchen. Die Eier der letzten Generationen entwickelten sich nicht mehr, was Verf. (p. 36) auf den Einfluß der ungünstigen Lebensverhältnisse zurückführt. Die Männchen kommen vor, sind aber nicht so häufig wie die Weibchen.

Bei dem in Frankreich nicht seltenen *Bacillus gallicus* Charp. hat Dominique (1896, 1897, 1899) durch Zuchtversuche Parthenogenesis festgestellt. Er zog zwei Generationen auf, François (1899) dann aus seinen Zuchten die dritte. Immer entstanden nur Weibchen. Das Männchen ist sehr selten, es wurde erst 1908 und 1909 von Bérenguier (1909 a und b) zum ersten Male in Frankreich gefunden. Wie Dominique (1899, p. 128) berichtet, hat Chaves auch bei der *var. occidentalis* des *Bacillus gallicus* in Ponte Delgada (Azoren) Parthenogenesis festgestellt. Man kann dar-

nach wohl annehmen, daß die Art auch in der Natur sich in der Hauptsache durch thelytoke Parthenogenesis fortpflanzt.

Auch *Bacillus rossii* Fabr., eine viel gezüchtete Art, verhält sich wie *Bacillus gallicus*. Er wurde parthenogenetisch erzogen in 2 Generationen von Stadelmann (1898), in 9 Generationen von v. Baehr (1907), in 3 Generationen von Cameron (1912) und in mehr als 10 Generationen von Daiber (1905; vgl. Ernst 1918, S. 591). Immer entstanden ausschließlich Weibchen. Die Männchen sind nach v. Baehr (1907) bisher nur in zwei Stücken gefunden worden.

Von *Dixippus* (*Carausius*) *morosus* Br. ist das Männchen ebenfalls bekannt, tritt aber nach la Baume (1908) in der Zucht niemals auf, auch wenn sie viele Generationen hindurch jahrelang fortgeführt wird. „Eine Degeneration der Individuen infolge ständiger parthenogenetischer Vermehrung ist bisher nicht festgestellt" (S. 55). Nach Meissner (1908, S. 17) ist in Europa nur das Weibchen im Handel; auch in seinen eigenen Zuchten entstanden nur Weibchen. „Die so bedingte „Inzucht" hat mindestens viele Generationen hindurch keinen schädigenden Einfluß" (S. 90). Doch wurde 1911 das Auftreten eines Männchens beobachtet (Meissner 1911). Pantel und de Sinéty (1908) haben *Dixippus morosus* von 1898—1908 parthenogenetisch erzogen, ohne daß sich Anzeichen einer Schwächung zeigten. Doch traten 1908 in der Nachkommenschaft eines Weibchens unter zahlreichen Weibchen zwei Männchen auf und ein hermaphroditisches Individuum. Auch in den früheren parthenogenetischen Generationen fanden sich gelegentlich solche mehr oder weniger ausgeprägte Zwitter. Schmitz (1906) erhielt durch 4, Hammerschmidt (1910, S. 221) durch 5 Generationen stets nur Weibchen. Endlich gibt Jeziorski (1918) an, daß ihr Untersuchungsmaterial einer Zucht von *Dixippus morosus* entstammt, die im zoologischen Institut zu Göttingen ständig unterhalten wird. Die Vermehrung ist seit Jahren rein parthenogenetisch, nur „früher einmal ist ein einzelnes männliches Tier in unserer Zucht beobachtet worden" (S. 730). Jeziorski selbst hat Tiere aus 4 aufeinanderfolgenden Generationen beobachtet, es waren keine Männchen darunter, und irgendein sichtlicher nachteiliger Einfluß der dauernd parthenogenetischen Vermehrungsweise auf die lebenskräftige Entwicklung war nicht festzustellen.[1])

Phasma rossica, aus Bulgarien bezogen, ergab bei gemeinsamer Aufzucht beider Geschlechter Männchen und Weibchen, bei isolierter Zucht von Weibchen auf parthenogenetischem Wege nur Weibchen (Thurau 1899).

Nach Bordage (1913, p. 393) sind *Monandroptera inuncans* Serv. und *Raphiderus scabrosus* Serv. auf der Insel Réunion parthenogenetisch.

[1]) Neuerdings tritt *Dixippus morosus* nicht selten in Warmhäusern der botanischen Gärten als Schädling auf (vgl. Gartenwelt 1916, S. 158; 1919, S. 108 und 168); im Frankfurter Palmengarten und im Jenaer botanischen Garten wurden jahrelang immer nur Weibchen gefunden, niemals Männchen (Miethe 1919, S. 109).

Schließlich hat DE SINÉTY (1900) durch Zuchtversuche thelytoke Parthenogenesis bei *Leptinia attenuata* PANTEL, die in Spanien und Portugal vorkommt, und von der Männchen sehr häufig sind, experimentell festgestellt; aus dem Freien hereingeholte Eier dieser Art ergaben Männchen und Weibchen. Wie DE SINÉTY angibt, haben PANTEL und UCLES auch bei *Leptinia hispanica* BOL. Parthenogenesis gefunden.

Bei manchen *Phyllium*-Arten sind die Männchen äußerst selten, so bei *Phyllium crurifolium* SERV. (BORDAS 1898, p. 267), so daß auch hier die Möglichkeit vorliegt, daß die Arten sich parthenogenetisch vermehren. Von der genannten Art erwähnt BORDAS (l. c., p. 275) allerdings „des oeufs fécondés".

Zytologisch untersucht ist bisher nur die Ovogenese von *Bacillus rossii* durch v. BAEHR (1907), der feststellte, daß zwei Richtungskörper in den pathenogenetisch sich entwickelnden Eiern gebildet werden; doch soll die Reduktion der Chromosomen dabei unterbleiben.

Locustidae. Nach CLAUS-GROBBEN (1917, S. 615) pflanzt sich *Saga pedo* PALL., eine flügellose in Österreich und Südeuropa einheimische Heuschrecke, parthenogenetisch fort. Ich habe nicht feststellen können, worauf sich diese Behauptung gründet. FREY-GESSNER (1907, S. 275) gibt an, daß man von *Saga pedo* bis jetzt nur ein einziges Männchen kenne.

Achetidae. Das Männchen von *Myrmecophila acervorum* GANZ ist unbekannt (SCHIMMER 1909, S. 467). SCHIMMER fand unter 178 Individuen nur Weibchen und in den Receptaculis seminis von 30 davon keine Spermatozoen, während solche bei den bisexuellen Arten *Myrmecophila americana*, *Myrmecophila formicarum*, *Myrmecophila nebrascensis*, *Myrmecophila ochracea* und *Myrmecophila pergandei* nachweisbar waren. Er vermutet daher parthenogenetische Fortpflanzung und ist der Ansicht, daß die Erwerbung der Parthenogenesis vor nicht allzulanger Zeit erfolgt sein müsse, da das Receptaculum seminis keine Spur von Rückbildung aufweise, und die wahrscheinlich zur Lebendigerhaltung der Spermatozoen dienenden Gangdrüsen sich noch in ungeschwächter Funktion befinden. Zuchtversuche liegen nicht vor.

3. Thysanoptera.

Es liegen eine Reihe von Beobachtungen vor, aus denen sich ergibt, daß Parthenogenesis bei vielen Blasenfüßern unzweifelhaft vorkommt. Trotzdem läßt sich noch nicht mit Sicherheit übersehen, welche Rolle sie bei der Fortzflanzung der Gruppe spielt, ob dauernde Thelytokie vorkommt oder eine sich vielleicht über mehrere Jahre hin erstreckende Heterogonie. Auch Arrhenotokie ist nachgewiesen, aber wir wissen nicht, ob bei den arrhenotoken Arten die Männchen obligatorisch oder nur aushilfsweise aus unbefruchteten Eiern entstehen.

Der Erste, der Parthenogenesis bei Thysanopteren beobachtete, war

Jordan (1888). Ihm war es aufgefallen, daß *Parthenothrips dracaenae* Heeg. sich immer nur in weiblichen Stücken fand; die daraufhin vermutete Parthenogenesis wurde durch Zuchtversuche sichergestellt und die Art durch drei Generationen hindurch rein thelytok parthenogenetisch aufgezogen. Im Winter aber erhielt er aus seinen Zuchten stets reichlich Männchen, konnte indessen niemals eine Begattung beobachten und fand auch im Receptaculum seminis der Weibchen niemals Sperma, das sich bei den Weibchen unserer freilebenden Arten nachweisen ließ. „Da die Männchen wohl entwickelte Hoden haben, so ist es nicht ausgeschlossen, daß dennoch die wenigen Männchen eine größere Reihe von Weibchen befruchten, wenn auch die meisten Weibchen unbefruchtet bleiben müssen. Wir müssen deshalb bis jetzt die Parthenogenesis von *dracaenae* der der Psychiden gleichsetzen und heben hervor, daß bei *dracaenae* unbefruchtete Weibchen, und vielleicht auch befruchtete Weibchen zu gleicher Zeit, vorkommen und entwicklungsfähige Eier legen" (Jordan 1888, S. 598).

In seiner Monographie der Thysanopteren kommt Uzel (1895, S. 348f.) auch auf die Parthenogenesis zu sprechen; er ist der Ansicht, daß sie „bei denjenigen Arten als Regel vorkommt, bei denen nur zu bestimmter Zeit eine kleine Anzahl von Männchen erscheint, welche nur eine Reihe von Weibchen befruchten. Viele andere Weibchen bleiben unbefruchtet und pflanzen sich weiter parthenogenetisch fort. Es sind die Arten *Parthenothrips dracaenae*, *Heliothrips haemorrhoidalis*, *Aptinothrips rufa*, *Limothrips denticornis* und jedenfalls auch die Arten *Bolacothrips Jordani*, *Platythrips tunicata*, *Prosopothrips Vejdovskyi*, *Anaphothrips virgo* und andere, bei denen die Weibchen das ganze Jahr hindurch vorkommen und von der letzten der genannten Arten sogar überall in großen Mengen leben. Außerdem setzen wir auch Parthenogenese bei Arten voraus, deren Männchen wohl viel häufiger, jedoch weit nicht so zahlreich sind, um alle Weibchen befruchten zu können (z. B. bei den Arten der Gattung *Anthothrips*). Bei den erwähnten Arten ist also die parthenogenetische Fortpflanzung verbreitet, welche bei manchen derselben ganze Jahre hindurch andauern kann, bis sich einmal zufällig zwischen die unzähligen parthenogenetischen Generationen eine Generation einschiebt, welche aus befruchteten Eiern entstand. Dazu bemerke ich, daß ich keine Art kenne, deren Weibchen das ganze Jahr hindurch leben, und deren Männchen nur in einer bestimmten Jahreszeit in großer Menge auftreten würden, so daß sie imstande wären, die große Mehrzahl der gleichzeitig lebenden Weibchen zu befruchten. Danach schließe ich, daß bei den bezüglichen Thysanopteren eine bestimmte Anzahl von parthenogenetischen (Sommer-) Generationen mit einer Generation aus befruchteten Eiern nicht regelmäßig abwechseln."

Zuchtversuche hat Uzel nicht angestellt.

Auch Hinds (1903, p. 111) bezieht sich zur Begründung seiner Behauptung, daß „parthenogenesis is the usual mode of reproduction in at

least ten species, all Terebrantia, and probably occurs frequently in many others", außer auf die Zuchtversuche JORDANS nur auf die Tatsache, daß bei *Parthenothrips dracaenae*, *Heliothrips haemorrhoidalis*, *Aptinothrips rufus*, *Anaphothrips striatus* und *Thrips tabaci* die Männchen selten oder unbekannt sind, und gibt selbst zu, daß „positive statement cannot be made upon this point until more extensive collecting has been done and life histories have become better known." Gründe für die Annahme, daß bei den Thysanopteren ein Generationswechsel wie etwa bei den Aphiden bestünde, lägen nicht vor.

Einen Zuchtversuch hat HINDS (1903, p. 163) mit *Anaphothrips striatus* OSBORN angestellt. Er fand von dieser Art unter vielen Tausenden von Individuen kein Männchen[1]). „A series of experiments begun in the laboratory in July and continued into December showed that no males are developed in the autumn generations. Experiments were begun the following season by obtaining hibernating females before the weather was warm enough for them to move out of doors and confining them in bottles in the laboratory. These became active and deposited eggs, from which succeeding generations developed without the appearance of any males. I conclude, therefore, that this species is parthenogenetic, and reproduces without the intervention of males, at least for a series of generations, in this locality."

Von *Heliothrips rubrocinctus* GIARD sind Männchen äußerst selten (URICH 1911, p. 70; RUSSELL 1912, p. 24). URICH vermutet daher, „that this species is parthenogenetic for several generations in the year", und RUSSELL kommt zum gleichen Schlusse, daß „reproduction for portions of the year is parthenogenetic, but at other times bisexual". Ebenso vermutet WHITE (1916, p. 10) Heterogonie bei *Heliothrips femoralis* REUTER, da bei dieser gewöhnlich bisexuellen Art zu Zeiten die Männchen sehr selten seien.

Handelt es sich bei den letzterwähnten Fällen um Beobachtungen, die das Bestehen einer Heterogonie wahrscheinlich machen, so ist für einige andere Arten neuerdings thelytoke Parthenogenesis ziemlich sichergestellt. So hat BUFFA (1911, p. 80) bei *Heliothrips haemorrhoidalis* BOUCHÉ von November 1908 bis September 1910 ununterbrochene Parthenogenesis beobachtet im Zuchtversuch, wobei im Klima von Rom mit 8—9 Generationen jährlich zu rechnen ist. FOSTER und JONES (1915, p. 38) haben *Taeniothrips pyri* DANIEL rein parthenogenetisch erzogen, ohne daß jemals Männchen auftraten. Das Männchen dieser Art ist überhaupt nur einmal aufgefunden worden, „and in California very extensive observations by the writers and other workers have failed to show a single male, and the only type of reproduction known is by parthenogenesis". VAN EECKE (1916, S. LXI) hat *Liothrips setinodis* REUTER durch ein ganzes Jahr hindurch

[1]) Später hat er nach HEWITT (1914, p. 215) einige wenige Männchen erbeutet.

parthenogenetisch erzogen, scheint aber zur Annahme einer Heterogonie zu neigen, da er ganz allgemein sagt: „De Thysanoptera-wijfjes planten zich gedurende het grootste gedeelte van het jaar en misschien langer parthenogenetisch voort.“

Bei fast allen diesen Angaben handelt es sich um vereinzelte Beobachtungen, und es ist daher zu begrüßen, daß A. F. Shull (1914a und b; 1915b) es neuerdings unternommen hat, die Fortpflanzungsverhältnisse der Thysanopteren genauer zu untersuchen. Er stellte bei verschiedenen Arten möglichst genau das Vorkommen der Männchen und das Zahlenverhältnis beider Geschlechter zueinander fest und machte mit einer Anzahl von Arten auch Zuchtversuche, um sich über die Befähigung zu parthenogenetischer Fortpflanzung zu vergewissern. Seine wichtigsten Ergebnisse sind bisher die folgenden:

Bei *Euthrips tritici* sind Männchen häufig. Sie bilden den ganzen Sommer hindurch etwa den dritten Teil der Gesamtindividuenzahl, aber nur die Weibchen überdauern den Winter. Die im zeitigen Frühjahr vorhandenen Weibchen müssen daher entweder im Herbst befruchtet werden oder sich parthenogenetisch vermehren. Ein Zuchtversuch, der allerdings noch nicht als entscheidend angesehen werden kann, legt die letztere Annahme nahe.

Chirothrips manicatus Halid. wurde in beiden Geschlechtern häufig angetroffen, aber erst fanden sich fast nur Weibchen, später fast nur Männchen. (Umgekehrt ist es nach C. B. Williams bei *Kakothrips robustus*; vgl. Exper. Stat. Record, 34, 1916, p. 450).

Anaphothrips striatus Osb., dieselbe Art, bei der Hinds (1903, p. 163) thelytoke Parthenogenesis beobachtet hatte, und die bis 1909 nur im weiblichen Geschlecht bekannt war, bietet insofern besonderes Interesse, als sie sich in verschiedenen Gegenden verschieden zu verhalten scheint. In manchen Gegenden, so in Massachusetts, kommen gar keine Männchen vor; an anderen Orten, so in Huron County, Mich., kommen sie vor, sind aber selten; und wieder in anderen, so bei Douglas Lake, Mich., machen sie etwa den vierten Teil der Gesamtindividuenzahl aus. Shull (1914 a, p. 241) konnte bei einem Zuchtversuch keine Parthenogenesis erhalten, legt dem Versuch aber selber kein großes Gewicht bei („the failure to obtain young by parthenogenesis may have been due to conditions“) und gibt auch nicht an, aus welcher Gegend das Versuchsmaterial stammte. Man kann wohl annehmen, daß es die Form von Douglas Lake war, und im übrigen vermuten, daß die Art sich in manchen Gegenden dauernd thelytok parthenogenetisch, in anderen bisexuell oder heterogonisch vermehrt.

Von *Anthothrips niger* Osb. fand Shull wie alle anderen Thysanopteren-Forscher nur Weibchen. Da die Art sehr schädlich ist und nicht selten die Klee- und Alfalfa-Ernte völlig zerstört (Reh 1913, S. 232), also in ungeheurer Individuenzahl auftritt, so ist wohl anzunehmen, daß sie dauernd

thelytok parthenogenetisch ist. Übrigens sagt Uzel (1895, S. 243) von *Anthothrips niger*, die Art ähnele sehr dem *Anthothrips statices* Halid. und sei vielleicht mit ihm identisch; von *Anthothrips statices* ist aber das Männchen bekannt.

Anthothrips verbasci endlich hat etwa 24 % Männchen. Shull konnte nach einem negativen Versuche (1914 a, p. 241) nachweisen, daß die Eier sich parthenogenetisch entwickeln (1914 b); dabei entstehen aber nur Männchen (Shull 1915 b), so daß arrhenotoke Parthenogenesis vorliegt. In der Natur findet Kopulation regelmäßig statt. Es mögen also hier wie bei der Biene aus den befruchteten Eiern Weibchen, aus unbefruchteten Männchen entstehen. Doch bedarf es, um diese Folgerung sicher zu begründen, noch weiterer experimenteller Feststellungen und der cytologischen Untersuchung. Shull (1914 b, p. 47) gibt nur kurz an: „There appears to be a lagging chromosome, suggesting a dependence of sex upon fertilization."

Fassen wir das immerhin ziemlich spärliche Tatsachenmaterial, das bisher über die Fortpflanzungsverhältnisse der Thysanopteren vorliegt, zusammen, so ergibt sich ungefähr Folgendes:

Die Mehrzahl der Arten ist zweifellos dauernd bisexuell. Die Befähigung zu parthenogenetischer Vermehrung ist aber ohne Zweifel bei vielen Arten vorhanden. Thelytoke Parthenogenesis ist nachgewiesen für *Parthenothrips dracaenae*, *Anaphothrips striatus*, *Heliothrips haemorrhoidalis*, *Taeniothrips pyri*, *Liothrips setinodis*, für eine Anzahl anderer Arten ist ihr Bestehen wahrscheinlich. Arrhenotoke Parthenogenesis ist für *Anthothrips verbasci* durch den Zuchtversuch sichergestellt. Manches deutet daraufhin, daß bei gewissen Arten eine sich vielleicht über einen mehrjährigen Zyklus erstreckende Heterogonie vorkommt.

Da die Thysanopteren weit verbreitete und offenbar nicht schwer zu züchtende Tiere sind, so ist zu hoffen, daß weitere experimentelle Untersuchungen die zweifelhaften Punkte bald aufklären werden.

4. Copeognatha.

Bei manchen Holzläusen sind die Männchen sehr selten oder ganz unbekannt. Ribaga (1904) fand trotz genauem Suchen in verschiedenen Gegenden Italiens bei *Ectopsocus Briggsi* MacLachl. *var. meridionalis* Rib. niemals Männchen. Die auf Grund dieses Befundes vermutete Parthenogenesis wurde durch Zuchtversuche nachgewiesen, die ergaben, daß unbegattete Weibchen entwicklungsfähige Eier ablegten.

5. Lepidoptera.

Die Literatur über Parthenogenesis bei Schmetterlingen ist kürzlich von v. Dalla Torre (1916) mit ziemlicher Vollständigkeit zusammen-

gestellt worden. Ich kann hinsichtlich der zahlreichen mehr oder weniger unsicheren Einzelangaben vor allem von gelegentlicher und experimenteller Parthenogenesis auf diese Zusammenstellung verweisen und erwähne hier nur die einigermaßen gesicherten Fälle von dauernder Parthenogenesis. Die älteren Angaben sind kritisch bearbeitet von v. Siebold (1856, S. 31—48; 1871, S. 131—159); vgl. auch Taschenberg (1892, S. 18—20).

Die gesicherten Fälle beziehen sich alle auf Vertreter der *Psychiden* und auf eine Art der mit den Psychiden nahe verwandten Familie der *Epipyropiden.*

Acanthopsyche atra L. Von dieser Art gibt Rangnow (1910) an, daß sich ihre Weibchen „auch parthenogenetisch fortpflanzen können, dann aber stets nur Weibchen ergeben". Er hat bei Berlin zum ersten Male 1907, dann wieder 1910 bei Spandau je ein Männchen gefunden. In Lappland aber sind beide Geschlechter ziemlich gleich häufig, so daß wahrscheinlich ähnlich wie bei *Apterona crenulella* parthenogenetische und bisexuelle Stämme vorkommen.

Pachythelia villosella O. von Reichenau (1904, S. 144) und Dampf (1907, S. 72) haben Weibchen dieser Art isoliert gehalten und übereinstimmend festgestellt, daß sie unbegattet Eier ablegten, und daß aus den unbefruchteten Eiern Räupchen schlüpften. Über das Geschlecht der Tiere geben sie nichts an.

Pachythelia unicolor Hufn., die zweite Art der Gattung, ist nach einer kurzen Mitteilung von Roeber (1910, S. 148) ebenfalls parthenogenetisch, und zwar schlüpften aus den unbefruchteten Eiern auffälligerweise Raupen aus, die sich außer zu Weibchen in gewisser Anzahl auch zu Männchen entwickelten. Diese Angabe bedarf freilich durchaus der Nachprüfung.

Psyche turatii Stgr., ist nach Turati (1879, p. 166 und 170) parthenogenetisch. Die Männchen sind vorhanden, und es findet gewöhnlich Begattung statt. Angaben über das Geschlecht der parthenogenetisch erzeugten Tiere fehlen.

Nach Rebel (1906, S. 173) wurde auch bei einigen Arten der Gattungen *Sterrhopteryx* und *Phalacropteryx* bei Ausbleiben der Befruchtung gelegentlich Parthenogenesis beobachtet. Näheres habe ich nicht feststellen können.

Apterona crenulella Brd. Die Art existiert in einer bisexuellen und einer dauernd parthenogenetischen Form; letztere ist der von Siebold *Psyche helix* genannte Schmetterling[1]). Sie ist die häufigere und weiter verbreitete von beiden Formen; nach v. Linstow (1914, S. 71) ist sie „gefunden bei Freiburg, Regensburg, Glogau, Dresden, Wiesbaden, Görlitz, an der Bergstraße, bei Basel, in Tessin, Wallis, bei Meran, Mödling bei

[1]) Auch die Namen *Fumea helix* und *Cochlophora helix* finden sich in der älteren Literatur.

Wien, in Italien, Frankreich; die zweigeschlechtliche Form bei Bozen und bei Stettin, wo 1902 männliche Säcke in den Gipfeln von Kiefern gefunden sind."

Entdeckt wurde die Parthenogenesis unserer Art von v. Siebold (1856, S. 36ff.), der beobachtete, daß die von dem unbegatteten Weibchen in die Puppenhülse abgelegten unbefruchteten Eier noch in demselben Jahre zur Entwicklung kommen. Hofmann (1859, S. 25) hat bei Regensburg, wo männliche Falter ebenfalls völlig fehlen, die Art sechs Jahre lang beobachtet und sie „alljährlich, einige Male selbst vom Ei an erzogen, ohne ein anderes Resultat als alle übrigen Beobachter erzielt zu haben, indem immer nur Weibchen sich entwickelten, aus deren Eiern im Herbst regelmäßig die jungen Räupchen hervorkamen". Er spricht die Vermutung aus, daß „*Fumea helix* vielleicht zu betrachten ist als die parthenogenetische Form einer bisher noch nicht gekannten *Fumea*-Art, welche in ihrer geschlechtlichen Form vielleicht einen verschieden gebauten Sack besitzt und nur an beschränkten Lokalitäten vorkommen mag, weshalb sie sich so lange den Nachstellungen der Entomologen entzogen hat". Diese Vermutung hat sich durchaus bestätigt. Das Männchen wurde 1866 von Claus (1867, S. 471) bei Bozen gefunden, 1868 auch von v. Siebold (1871, S. 132) selbst am Gardasee. Mit Recht weist aber v. Siebold (1871, S. 144) darauf hin, daß der durch die Zuchtversuche „gelieferte Nachweis, daß sich die Weibchen von *Cochlophora helix* parthenogenetisch fortpflanzen, durch die Entdeckung der *Cochlophora*-Männchen nicht alteriert werden kann."

Ob die parthenogenetischen Weibchen befruchtet werden können, und welches Geschlecht die aus befruchteten Eiern hervorgehenden Schmetterlinge besitzen, ist, soviel ich sehe, leider bis heute noch nicht experimentell festgestellt worden. Ingenitzky (1897, S. 476), der *Apterona crenulella* am See Issyk-Kul in Zentralasien fand, erzog aus zahlreichen Puppen ausschließlich Weibchen, so daß anzunehmen ist, daß auch dort nur die parthenogenetische Form vorkommt. Und auch die Zuchtversuche von v. Reichenau (1904, S. 145) ergaben immer nur Weibchen. Es wäre sehr erwünscht, wenn, wie das v. Siebold schon 1871 (S. 142) aussprach, „diejenigen Beobachter, in deren Hände durch irgendeinen glücklichen Zufall eine zweigeschlechtliche Generation dieser Psychide gelangen sollte, diese Gelegenheit doch ja nicht versäumen möchten, die Brut einer solchen Generation bis zur völligen Entwicklung der vollkommenen Schmetterlinge zu erziehen. Es ist dies allerdings eine sehr schwierig und mühsam zu lösende Aufgabe, jedenfalls würde aber dadurch die wichtige Frage gelöst werden können, ob die aus befruchteten Eiern erzogenen Raupen sämtlich oder nur zum Teil als männliche Individuen ausschlüpfen werden." Heylarts (1881, p. 59), der die Parthenogenesis der *Apterona* auf Grund von Zuchtversuchen bestreitet, scheint die bisexuelle Form erzogen zu haben (in Belgien).

Fumea intermedicella lieferte in den Zuchten von Kloecker (1907) immer nur Weibchen.

Solenobia lichenella L. und *Solenobia triquetrella* F. R. Von diesen beiden *Solenobia*-Arten ist erstere ausschließlich in der parthenogenetischen Form bekannt, während *Solenobia triquetrella* sich wie *Apterona crenulella* verhält, an gewissen Orten also bisexuell, an anderen parthenogenetisch ist. Allerdings wird von manchen Lepidopterologen *Solenobia lichenella* als parthenogenetische Form zu der bisexuellen *Solenobia pineti* Zeller gezogen (z. B. Hofmann 1859, S. 49; 1869, S. 301; v. Siebold 1871, S. 149 f.; Dampf 1907, S. 72); Rebel (1906, S. 188) trennt aber beide Arten und sagt von *lichenella* demgemäß, „es ist nur das parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen bekannt". Auch Seiler (1918, Sp. 220) behandelt *pineti* als besondere Art und berichtet, er habe unter Hunderten von bisexuellen Weibchen ein einziges parthenogenetisches gefunden.

Auf Grund der Angaben einiger früherer Forscher hat v. Siebold (1856, S. 32ff.) beide Arten in Zucht genommen und festgestellt, daß immer nur weibliche Individuen schlüpften, wie er auch an den natürlichen Standorten mit einer einzigen sich auf *triquetrella* beziehenden Ausnahme nur Weibchen fand. Dabei fiel ihm besonders auf, daß die Solenobien-Weibchen fast unmittelbar nach dem Ausschlüpfen ihr Legegeschäft begannen, während andere Psychiden-Weibchen damit warteten, bis sie begattet worden waren und beim Mangel an Männchen vielfach im jungfräulichen Zustande abstarben, ohne sich vorher ihrer Eier entledigt zu haben. Leuckart (1858, S. 45ff.) wies dann nach, daß sich in den übrigens ganz normal ausgebildeten Geschlechtsapparaten der Weibchen keine Spur von Sperma nachweisen ließ; trotzdem entwickelten sich auch in seinen Versuchen die von solchen Weibchen abgelegten unbefruchteten Eier ohne Ausnahme.

Wichtige Versuche mit *Solenobia triquetrella* hat dann vor allem Hofmann (1859, S. 40ff.) angestellt. Er stellte ebenfalls durch sorgfältige Aufzuchtversuche die Parthenogenesis fest und beobachtete, daß die Weibchen etwa eine Viertelstunde nach dem Ausschlüpfen mit der Eiablage beginnen. Anders verhielten sich dagegen die Weibchen der bisexuellen Form. Sie „blieben in gestreckter Lage auf ihrem Sacke sitzen, gleichsam als warteten sie auf eine Begattung; wirklich setzten auch drei derselben, welche ich unbefruchtet ließ, gar keine Eier ab, sondern blieben 14 Tage lang in derselben Lage auf ihrem Sacke sitzen, bis sie endlich eintrockneten und herabfielen, während das vierte, welches ich durch ein kurz vorher geschlüpftes Männchen begatten ließ, wenige Minuten danach mit dem Eierlegen begann." (S. 44.) Parthenogenetische Weibchen, die schon eifrig mit dem Eierlegen beschäftigt waren, nahmen von einem zu ihnen gebrachten und sie umflatternden Männchen „gar keine Notiz, sondern fuhren unablässig mit ihrer Beschäftigung fort. Anders verhielt es sich, als ich später ein Männchen zu einem dieser parthenogenetischen Weibchen brachte, welches eben erst geschlüpft war und noch mit ge-

strecktem Leibe auf seinem Sacke saß. Es erfolgte hier sogleich eine Begattung." Leider wurde nicht untersucht, ob dabei auch die Eier befruchtet wurden, und welches Geschlecht die Nachkommenschaft hatte. Hofmann (1869, S. 302) nimmt an, daß sie aus Weibchen und Männchen bestehen werde, wobei letztere an Zahl überwiegen sollten. Auch hält er es für wahrscheinlich, daß Weibchen der bisexuellen Form bei ausbleibender Begattung entwicklungsfähige Eier ablegen können, aus denen parthenogenetische Weibchen entstehen. Das ist indessen nicht durch Versuche erhärtet. Rolph (1884, S. 149) gibt an: „Nach Befruchtung einer thelytokischen *Solenobia triquetrella* schlüpften aus 14 Eiern 14 Weibchen aus; es wurde also die Thelytokie durch die Befruchtung in keiner Weise beeinflußt." Leider fehlt die Quellenangabe.

Auch *Solenobia lichenella* erzog Hofmann (1859, S. 48; 1869, S. 303) parthenogenetisch. Er hält sie, wie erwähnt, für die dauernd parthenogenetische Form von *Solenobia pineti* Zeller, die bisexuell ist, und von der er zeigte, daß unbegattete Weibchen 10—14 Tage lang mit gestrecktem Leibe auf ihren Säcken sitzen bleiben und absterben, ohne Eier abgelegt zu haben. Hartmann (1880, S. 56; vgl. auch v. Siebold 1871, S. 148) hat beide Solenobien 8 Jahre lang fort und fort aus unbefruchteten Weibchen aufgezogen, ohne daß je ein Männchen erschien; er gibt an, daß bei München von beiden Arten nur die parthenogenetischen Formen vorkommen.

v. Siebold (1871, S. 154) bestätigt schließlich Leuckarts oben erwähnte Feststellung: „In allen den vielen parthenogenetischen Solenobien-Weibchen, welche ich theils vor, theils nach dem Eierlegen, und auch, wenn sie mitten in diesem Geschäfte begriffen waren, auf das Sorgfältigste mit dem Mikroskope durchsucht hatte, konnte ich niemals Samenfäden entdecken, weder ihr Receptaculum seminis, noch ihre Bursa copulatrix ließ die Spur eines solchen Inhalts erkennen."

Seitdem scheinen weitere Untersuchungen über die Parthenogenesis der Solenobien nicht vorgenommen worden zu sein.

Luffa ferchaultella Stph. „scheint in demselben Verhältnis zur vorigen Art [*Luffa lapidella* Goeze] zu stehen, wie *Apterona helix* zu *crenulella*, d. h. es ist nur das parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen dieser Form bekannt, welches sich vom *lapidella*-Weibchen durch geringere Größe, etwas dunklere Färbung, stärker gebogene Klauen der Beine und nur 12-gliedrige Fühler [gegen 14-gliedrige] unterscheidet. Sofort nach der Entwicklung beginnt das Weibchen mit der Eiablage, während das *lapidella*-Weibchen, am Sack angeklammert, auf die Begattung wartet" (Rebel 1906, S. 184). Die Form kommt in England vor, wo die bisexuelle Art fehlt, aber anderwärts auch mit dieser zusammen.

Agamopsyche threnodes Perkins, ein an Heuschrecken schmarotzender Schmetterling von Nordqueensland, kommt nur in Weibchen vor und ist, wie Zuchtversuche ergaben, dauernd parthenogenetisch (Perkins 1905,

p. 76). Er gehört zu der von PERKINS neu aufgestellten Familie der Epipyropiden, die „most nearly related to *Fumea* and *Taleporia* of the Tineidae and to the Psychidae of the Psychina“ ist.

Von der Tineide *Phthorimaea operculella* ZELL., einem sonst bisexuellen Kartoffelschädling, gibt PICARD (1913) an, daß einige unbegattete Weibchen Eier ablegten, die sich, wenn auch viel langsamer und unregelmäßiger als befruchtete Eier, entwickelten, und zwar zu 23 Weibchen und 21 Männchen.

Überblicken wir das über die habituelle Parthenogenesis der Schmetterlinge Bekannte, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß bei einigen Psychiden und bei *Agamopsyche* dauernd parthenogenetische Fortpflanzung vorkommt. Die Parthenogenesis ist demgemäß thelytok. Die Angaben über amphoterotoke Parthenogenesis bei *Pachythelia unicolor* und *Phthorimaea operculella*, zu denen noch einige andere bei DALLA TORRE (1916) verzeichnete Fälle kommen, bedürfen durchaus noch der Bestätigung und näheren Untersuchung. Besonderes Interesse verdienen die gesicherten Fälle dadurch, daß sie sich auf Arten beziehen, bei denen neben den dauernd parthenogenetischen Formen noch bisexuelle Stämme vorkommen (*Apterona*, *Solenobia*, *Luffa*). Beide Formen finden sich meist an getrennten Standorten, können aber auch nebeneinander und jedenfalls an nicht weit voneinander entfernten Standorten vorkommen.

In welchem Verhältnis zueinander die beiden Formen stehen, läßt sich schwer entscheiden, solange nicht mehr experimentelle Tatsachen vorliegen. HOFMANN (1869, S. 301) nimmt an, daß die parthenogenetische Form aus der bisexuellen dadurch entstünde, daß Weibchen verschleppt und isoliert würden, und „nachdem sie vergebens auf eine Befruchtung durch ein Männchen gewartet haben, sich endlich doch bequemen, ihre Eier abzusetzen“. Aus diesen Eiern entwickelten sich dann nach seiner Annahme parthenogenetische Weibchen, die ihre „ausnahmsweise Eigenthümlichkeit, nämlich ohne Befruchtung entwicklungsfähige Eier zu legen, auf ihre Nachkommenschaft vererbten“. Die so aufgekommene parthenogenetische Kolonie soll nun „so lange immer nur weibliche Nachkommenschaft erzeugen, bis es durch irgend einen Zufall einem Männchen gelingt, ein Weibchen der Kolonie zu befruchten. Wahrscheinlich geschieht das aber nur sehr selten, weil eben die parthenogenetischen Weibchen auf eine Begattung durchaus nicht warten. Daher mag es auch rühren, daß die Kolonien parthenogenetischer Weibchen im Freien lange Zeit unvermischt bleiben“.

Solche Beziehungen zwischen den beiden Formen wären aber doch nur dort möglich, wo, wie bei Nürnberg, wo HOFMANN seine Beobachtungen anstellte, beide in unmittelbarer Nähe voneinander vorkommen. Das ist aber meistens nicht der Fall. Überdies setzen sie voraus, daß die Eier der parthenogenetischen Weibchen befruchtet werden können, und daß die der sexuellen Weibchen zu parthenogenetischer Entwicklung befähigt

sind. Beides ist aber durchaus unbewiesen und nicht einmal wahrscheinlich, wie schon HOFMANNS eigene oben angeführte Versuche nahelegen.

Die cytologischen Verhältnisse sind noch nicht untersucht worden. Wenn die Psychiden der *Chara crinita*, mit der sie ja in fortpflanzungsbiologischer Hinsicht so viel Ähnlichkeit haben, auch in cytologischer Hinsicht vergleichbar sein sollten, so wäre anzunehmen, daß die parthenogenetischen Formen diploid sind und bei der Eibildung die Reduktion der Chromosomenzahl ausschalten. Es wäre aber durchaus nicht ausgeschlossen, daß die parthenogenetischen Weibchen haploid wären und also generative Parthenogenesis vorläge. Vielleicht deutet darauf die Tatsache hin, daß bei *Luffa* die parthenogenetischen Weibchen kleiner sind und wenigergliedrige Fühler haben als die Weibchen der bisexuellen Form. Dann wäre auch die von HOFMANN vorausgesetzte Befruchtungsfähigkeit der Eier parthenogenetischer Weibchen gegeben. Die Entscheidung kann nur die cytologische Untersuchung erbringen.[1])

6. Coleoptera.

Unter der so außerordentlich artenreichen Gruppe der Käfer gehört Parthenogenesis zu den größten Seltenheiten. Das läßt sich mit einiger Sicherheit behaupten, da eine große Anzahl von Arten wegen ihrer Bedeutung als Schädlinge biologisch genau beobachtet und auch auf ihre Fortpflanzungsverhältnisse hin untersucht worden ist.

Auf einer Täuschung beruht die Angabe von JOBERT (1881), daß *Bromius obscurus* L. (= *Adoxus vitis*) parthenogenetisch sei. JOBERT hatte das daraus geschlossen, daß er unter 3728 Individuen kein Männchen und in den Weibchen kein Sperma fand, während die abgelegten Eier immer entwicklungsfähig waren. Nach CALWERS Käferbuch (1916) ist das aber „falsch, die Männchen sind äußerlich nur wenig von den Weibchen verschieden“.

Unsicher ist auch die Behauptung von OSBORNE (1880), daß isolierte unbegattete Weibchen von *Gastroidea viridula* GEER (= *Gastrophysa raphani*) entwicklungsfähige Eier ablegen sollen. Es entwickelte sich immer nur ein geringer Prozentsatz, und nur einmal gelang die Aufzucht bis zur Imago: es war ein Weibchen. Normalerweise findet bei dieser Art Begattung statt; auch solche Weibchen, die erst unbegattet parthenogenetische Eier abgelegt hatten, wurden in OSBORNES Versuchen nachträglich noch erfolgreich begattet und legten befruchtete Eier ab, aus denen Männchen und Weibchen entstanden. Sollte die Angabe sich bewahrheiten, so würde es sich also nur um exzeptionelle Parthenogenesis handeln.

---

[1]) Nach GOLDSCHMIDT (1917, p. 41) ist sie von SEILER in Angriff genommen. Für die fakultativ parthenogenetische Rasse von *Lymantria dispar* L., von der GOLDSCHMIDT (l. c.) berichtet, gibt er an, daß „both sexes are produced and contain the diploid number of chromosomes“.

In Calwers Käferbuch findet sich noch die Angabe, daß sich *Tropiphorus carinatus* Müll. parthenogenetisch fortpflanzen könne. Näheres habe ich nicht feststellen können (vgl. auch die Angabe über *Strophosomus melanogrammus* Forst. ebda. S. 1061; bei *Emenadia larvata* Schrk. vermutet Sajó (1885) Parthenogenesis).

So bleibt als einzige Coleopteren-Gattung, bei der Parthenogenesis sicher nachgewiesen ist, die Gattung *Otiorrhynchus*. Diese enthält zahlreiche Arten, bei denen ein Zweifel an ihrer dauernd und ausschließlich bisexuellen Fortpflanzung nicht möglich ist. Für drei Arten ist aber Parthenogenesis sichergestellt.

Zuerst fand Ssilantjew (1906) bei *Otiorrhynchus turca* Bohem., einem in großer Individuenzahl auftretenden Rebenschädling, trotz genauer Untersuchung von mehr als 1000 Stück in der Umgegend von Noworossijsk nur Weibchen. Die daraufhin vermutete Parthenogenesis wurde durch Zuchtversuche bewiesen: Weibchen, die sicher unbegattet waren, legten Hunderte von entwicklungsfähigen Eiern ab. Die Männchen sind zwar in der Literatur beschrieben, Ssilantjew vermutet aber, daß das auf einer Verwechslung mit anderen Arten beruht. Jedenfalls dürfte bei Noworossijsk ausschließlich parthenogenetische Fortpflanzung vorkommen.

Einige Jahre später stellte Wassiliew (1909) fest, daß bei Jekaterinoslaw nur Weibchen von *Otiorrhynchus ligustici* L. vorkommen. Zuchtversuche bewiesen, daß thelytoke Parthenogenesis vorliegt. Die anatomische Untersuchung von Weibchen, die entwicklungsfähige Eier ablegten, ergab das Fehlen von Spermatozoen im Receptaculum seminis.

Endlich beobachtete Grandi (1913 a und b) das Fehlen von Männchen bei *Otiorrhynchus cribricollis* Gyll. in Italien. Niemals wurde eine Kopula festgestellt, trotzdem legten alle Weibchen entwicklungsfähige Eier ab. Auch hier waren im Receptaculum seminis keine Spermatozoen nachweisbar. Grandi vermutet Heterogonie in dem Sinne, daß, wenn auch vielleicht erst nach langen Zwischenräumen, die Serie der parthenogenetischen Generationen einmal durch eine bisexuelle Generation unterbrochen würde (1913b, p. 72), beruft sich dabei aber lediglich auf die Tatsache, daß die Geschlechtsorgane der Weibchen normal ausgebildet seien, und sagt selbst, daß „l'affermazione, che i maschi debbano apparire ad interrompere la serie delle generazioni partenogenetiche, non la si è potuta ancora confermare con dati positivi“.

Bei dem konstanten Fehlen der Männchen und der experimentellen Sicherstellung der thelytoken Parthenogenesis wird man für die drei genannten *Otiorrhynchus*-Arten annehmen dürfen, daß sie sich wenigstens an den erwähnten Fundorten dauernd nur durch Parthenogenesis fortpflanzen.

Sehr bestimmt lautet eine Angabe, — die allerdings wohl auch noch der Bestätigung und ausführlicheren Nachuntersuchung bedarf, — wonach amphoterotoke Parthenogenesis bei dem in Nordamerika verbrei-

teten Reisschädling *Calandra oryzae* L. vorkommen soll. Hinds und Turner (1911, p. 236) berichten darüber: „We have found strong evidence of the common occurrence of parthenogenesis among rice weevils. Unfertilized females deposit eggs occasionally but much more rarely than is normal. Many observations have shown that these eggs may hatch. We have bred a male and a female weevil from eggs deposited by a positively unfertilized female. Their development required about five months, from October to March, in a heated room."

7. Strepsiptera.

Hoffmann (1913, S. 393) bezeichnet es als eine „Streitfrage, ob die Entwicklung der Strepsipteren auf parthenogenetischem oder geschlechtlichem Wege erfolgt". Die über das Vorkommen von Parthenogenesis bei diesen eigenartigen Insekten vorliegenden Angaben und Vermutungen sind von Hofeneder in seinem Anhang zu der von ihm herausgegebenen Übersetzung der Untersuchungen von Nassonov (1910, S. 153ff.) zusammengestellt worden. Schon v. Siebold (1870, S. 247) hat parthenogenetische Vermehrung bei *Stylops* und *Xenos* vermutet. Auch Brues (1903, S. 259) und Nassonov (1910, S. 27 und 117) halten sie für wahrscheinlich, vor allem deshalb, weil bei den Weibchen die Trichter der Genitalkanäle stets verschlossen sind und bleiben, so daß nur die Annahme übrig bleibt, daß die Spermatozoen durch die Wände der Genitalkanäle hindurch zu den Eiern gelangen.

Hofeneder weist dem gegenüber darauf hin (Nassonov 1910, S. 155), daß die Kopulation von ihm und Anderen mehrfach beobachtet worden sei, und daß also Sperma sicher in die Weibchen hineinkomme. Allerdings hat er es in ihnen nie finden können. Auch berichtet er ausdrücklich, „daß unter den vielen untersuchten Weibchen [von *Xenos*] manche waren, die wohl ziemlich sicher nicht befruchtet worden waren und trotzdem fand ich in allen Weibchen immer nur entwickelte Eier" (l. c., S. 158). Die Entscheidung kann natürlich nur experimentell getroffen werden. Hofeneders Zuchten haben nach seinen Angaben (l. c., S. 158, Anm. 2) bis jetzt noch keinen Erfolg gehabt. Rückschlüsse aus anatomischen Befunden zu tun, hat aber immer etwas Mißliches. Ich verweise da auf ein Beispiel, das sich zwar auf ein ganz anders organisiertes Tier bezieht, aber doch ähnliche Verhältnisse darbietet und zeigt, wie vorsichtig man bei der Verwertung anatomischer Befunde sein muß. Gerschler (1912, S. 65) sagt von der Cladocere *Leptodora Kindtii* Focke: „Die Männchen der *Leptodora* haben keinen Penis. Die Öffnung der Ovidukte des Weibchens ist zu der Zeit, wo die Eier in den Brutraum übertreten, von der Schale überdeckt. Ein in den Schalenraum führender Kanal, wie er sich bei *Bythotrephes* findet, ist nirgends zu entdecken. Die Spermien selbst sind wie die aller Cladoceren unbeweglich und, abgesehen von protoplasma-

tischen Bewegungserscheinungen, keiner aktiven Bewegung fähig, gehen auch im Wasser zugrunde. Wie mag da die Besamung und Befruchtung zustande kommen?" Trotzdem aber entwickeln sich auch bei *Leptodora* nur die Subitaneier parthenogenetisch, die Dauereier aber nur nach Befruchtung. Verhältnisse wie die geschilderten genügen also nicht, auch nur den Verdacht auf Parthenogenesis genügend zu rechtfertigen.

Dazu kommt, daß Muir (1906) für eine hawaische Strepsiptere, *Elenchus tenuicornis* Kirby angibt, wie die Befruchtung wohl vor sich gehen mag. Er schildert zunächst sehr anschaulich die Begattung (l. c., p. 7): „If the hopper [*Aloha ipomoeae*] bears a mature female parasite, the male settles about half an inch away and crawls towards the hopper, vibrating its wings all the time. This generally disturbs the hopper and it moves off, the *Elenchus* following till it gets a chance to spring upon its back and attach itself to the female . . . I have never seen the male *Elenchus* retain its hold of the female for more than six seconds, generally it is attached only two or three seconds. I am unable to say if fecundation takes place during this time or exactly how copulation takes place; evidently the tip of the abdomen is inserted into the brood-chamber." Und über die Möglichkeit der Befruchtung der Eier heißt es (l. c., p. 9): „Three ducts open into the brood-chamber, through which I have found triungulins issuing. Through one or more of these ducts fecundation must take place, but as the eggs all develop simultaneously the spermatozoa must become dispersed among the fatbodies."

Was die Häufigkeit der Männchen im Verhältnis zu der der Weibchen anbelangt, so gibt Friese (1883, S. 66) an, „daß die männlichen Strepsipteren, die im Frühling und Sommer mit zu den größten Seltenheiten zu zählen sind, an im Winter ausgegrabenen Andrenen durchaus nicht seltener als die weiblichen sind".

Es muß nach alledem zum mindesten zweifelhaft bleiben, ob bei den Strepsipteren Parthenogenesis dauernd oder ausnahmsweise vorkommt.

8. Hymenoptera.

a) Tenthredinidae.

Das über die Parthenogenesis der Blattwespen Bekannte ist kürzlich von Enslin (1914, S. 125—127) zusammengefaßt worden, allerdings sehr kurz; Armbruster (1916, S. 367—370) gründet seine Darlegungen auch in der Hauptsache auf diese Zusammenstellung. Die älteren Angaben finden sich bei Taschenberg (1892, S. 9—12). Im folgenden will ich zunächst für die einzelnen Arten das mir bekannt Gewordene anführen; ich folge in der Nomenklatur, in der sich zurecht zu finden für den Laien recht schwierig ist, der Enslinschen Monographie der Tenthredinoideen Mitteleuropas, die von 1912—1918 in den Beiheften zur Deutschen Ento-

mologischen Zeitschrift erschienen ist. Aus Gründen der Übersichtlichkeit benutze ich alphabetische Reihenfolge.

Abia fasciata L. Die Männchen sind selten „und die Art pflanzt sich häufig parthenogenetisch fort“ (Enslin 1918 a, S. 582). Im Zuchtversuch wurde das von Osborne (1883; 1884) und v. Siebold (1884) festgestellt. Ersterer hatte unter 181 im Freien gesammelten Stücken nur ein Männchen gefunden, das aber kopulationsfähig war. Was das Ergebnis dieser Paarung war, wird nicht angegeben. Aus den unbefruchteten Eiern erhielt Osborne im ersten Jahre 172 Weibchen und 1 Männchen, im zweiten Jahre 129 Weibchen und 6 Männchen. Die Weibchen, von denen diese unbefruchteten Eier abgelegt worden waren, waren ihrerseits aus Eiern hervorgegangen, die im Freien gesammelt worden waren, also befruchtet sein konnten. 32 Eier, die von parthenogenetisch erzogenen Weibchen abstammten, ergaben nur 4 lebende Imagines der zweiten parthenogenetischen Generation, lauter Weibchen; die anderen Kokons enthielten außer toten Larven noch weitere 11 weibliche Wespen. 9 befruchtete Eier ergaben 5 lebende und 3 tote Weibchen. Von den 4 Weibchen der zweiten parthenogenetischen Generationen legte nur eins Eier ab, die sich aber nicht entwickelten. Osborne (1884, p. 129) glaubt aus diesen Ergebnissen auf „a striking increase in the proportion of males in the second generation“ schließen zu können, und meint, daß, während die große Sterblichkeit und die Verminderung der Fruchtbarkeit auf ungünstigen Kulturbedingungen beruhen möchten, „the increase in the number of males in the second generation, and the increased viability in the 9 cocoons from fertilized eggs, seem to indicate a necessity for recurrence occasionally to sexual reproduction“. Um diese Schlußfolgerungen zu rechtfertigen, müßten aber doch wohl ausgedehntere Versuchsreihen vorliegen. — v. Siebold (1884, S. 94) erhielt aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern „hunderte von Weibchen, daneben aber auch 5—6 Männchen“.

Auch Brischke (1887, S. 172) hat beobachtet, daß unbegattete Weibchen von *Abia fasciata* Eier ablegten, aus denen Larven schlüpften. Doch mußte die Weiterzucht aufgegeben werden.

Abia nitens L. ist nach Cameron (1884) arrhenotok parthenogenetisch, verhält sich also anders wie *Abia fasciata*, bei der amphoterotoke Parthenogenesis mit starker Annäherung an volle Thelytokie vorliegt.

Allantus canadensis Kby. Das Männchen ist offenbar unbekannt; die Art vermehrt sich thelytok parthenogenetisch, wie Chittenden (1901, p. 33) durch mehrjährige Zuchtversuche feststellte.

Allantus cinctus L. ist nach v. Siebold (1884, S. 95) und Cameron (1885, p. 217) arrhenotok parthenogenetisch.

Allantus pallipes Spin. ist thelytok parthenogenetisch nach den Zuchtversuchen von Blochmann (1885, S. 90 Anm. 1).

Allantus viennensis Schrnk. ist nach v. Siebold (1884, S. 95) arrhenotok parthenogenetisch.

Amauronematus fallax Lep. Unbefruchtete Eier sind entwicklungsfähig (van Rossum 1907, S. LII); welches Geschlecht die Wespen hatten, wird nicht angegeben.

Amauronematus puniceus Christ und *Amauronematus semilacteus* Zadd. fand Enslin (1917, S. 241) zu thelytoker Parthenogenesis befähigt.

Ametastegia equiseti Fall. lieferte aus unbefruchteten Eiern 7 Männchen und 6 Weibchen (van Rossum 1905, S. XV und LXI).

Ametastegia glabrata Fall. Unbefruchtete Eier ergaben Männchen (Cameron 1882, p. 205).

Arge berberidis Schrank, ist nach v. Siebold (1884, S. 94), *Arge coeruleipennis* Retz. nach van Rossum (1907, S. LV), *Arge rosae* L. nach v. Stein (1881, S. 293) und v. Siebold (1884, S. 94) arrhenotok parthenogenetisch.

Caliroa aethiops F. „Das Männchen ist sehr selten und es ist anzunehmen, daß sich die Art in der Regel parthenogenetisch fortpflanzt" (Enslin 1918a, S. 253).

Caliroa annulipes Kl. In Zuchtversuchen von Cameron (1885, p. 195) legten jungfräuliche Weibchen Eier ab, aus denen sich Männchen entwickelten.

Caliroa limacina Retz. „Die Männchen sind selten" (Enslin 1918a, S. 254). Webster (1912) hält die Art für parthenogenetisch, gibt aber an, die Parthenogenesis sei nicht „satisfactorily proven". Ewing (1916, p. 91) berichtet von *Caliroa limacina*, er habe „counted hundreds and reared scores of individuals without ever seeing a male, yet males are supposed to exist." v. Siebold (1884, S. 95) erhielt aus unbefruchteten Eiern nur Larven.

Cimbex. Innerhalb der Gattung *Cimbex* sind bisexuelle, arrhenotok und thelytok parthenogenetische Arten nebeneinander vorhanden. Bisexuell ist *Cimbex fagi* Zadd. (van Rossum 1904b, wo die zahlreichen früheren Einzeluntersuchungen van Rossums über Parthenogenesis bei *Cimbex* zusammengefaßt sind). Ausschließlich Männchen ergeben bei parthenogenetischer Aufzucht *Cimbex femorata* L. und *Cimbex lutea* L., nur Weibchen ergibt dagegen *Cimbex connata* Schrank, wie schon v. Siebold (1884, S. 93) in 5 Jahre lang fortgesetzter Zucht gefunden hatte. van Rossum erzog vier Generationen von dieser Art nacheinander in rein thelytoker Parthenogenesis. Auch eine Kreuzung zwischen *lutea*-Weibchen und *fagi*-Männchen ergab nur 11 Männchen, die durchaus *Cimbex lutea* glichen, so daß van Rossum (1904b, p. 95) wohl mit Recht vermutet, daß keine Kreuzbefruchtung stattgefunden hatte, sondern daß parthenogenetische Entwicklung wie bei Ausbleiben der Begattung eingetreten war. Auch von der thelytok parthenogenetischen *Cimbex connata* kommen übrigens die Männchen vor.

Bei *Cimbex saliceti* Zadd. beobachtete Pauly (1892, S. 166), daß unbefruchtete Eier Larven und Raupen ergaben, sie starben aber noch vor der ersten Häutung.

Cladius pectinicornis Geoffr. ist arrhenotok parthenogenetisch (v. Siebold 1884, S. 94).

Croesus brischkei Zadd. ist nach Enslin (1918 a, S. 720) arrhenotok parthenogenetisch, ebenso *Croesus latipes* Vill. (van Rossum 1909, S. 267) und *Croesus septentrionalis* L. (v. Siebold 1884, S. 94). Dagegen ist *Croesus varus* Vill. nach Fletcher (1881c, p. 127) und Cameron (1884) thelytok parthenogenetisch. Auch Doncaster (1906, p. 575) rechnet *Croesus varus* „to the class in which virgin eggs yield females only, and the male is not certainly known". Doch sind die Männchen nach Enslin (1908a, S. 367) bekannt, wenn auch „sehr selten", was damit in Zusammenhang gebracht wird, daß „die Imago sich in der Regel parthenogenetisch fortpflanzt". van Rossum (1909, S. 269) gibt an, in der 2. parthenogenetischen Generation einmal ein Männchen erhalten zu haben.

Empria abdominalis F. Das Männchen dieser Art ist sehr selten, das Weibchen dagegen sehr häufig. van Rossum (1902, S. 26; 1904, S. XXVIII) wies thelytoke Parthenogenesis durch Zuchtversuche nach, und Doncaster (1906, p. 563) berichtet, daß „Miss Chawner has bred thousands of this species for several years in succession without obtaining a male, and without finding any diminution in the fertility of the females". Er hat die Eibildung cytologisch untersucht und gefunden, daß beide Reifungsteilungen stattfinden, daß aber die Chromosomenzahl immer 8 bleibt.

Empria pulverata Retz. Auch bei dieser Art sind die Männchen sehr selten, Cameron (1881, p. 272) stellte thelytoke Parthenogenesis fest.

Eriocampa ovata L. Diese in ganz Mitteleuropa weit verbreitete und ungemein häufige Art kommt ausschließlich in Weibchen vor; erst 1912 ist einmal ein Männchen in Süd-Rumänien entdeckt worden (vgl. Baer 1915, S. 242). Sie muß sich also bei uns dauernd parthenogenetisch vermehren. Im Zuchtversuch ist denn auch thelytoke Parthenogenesis nachgewiesen worden (Fletcher 1881a, p. 180; Cameron 1881, p. 272; van Rossum 1904, S. XXVIII führt an: „uit de bekende elzenlarve van *Eriocampa ovata* L. kweekte Smith parthenogenetisch vierhonderd wijfjes, geen enkel mannetje"; vgl. aber Cameron 1880, p. 78). Die sehr nahe verwandte, ebenfalls auf der Erle und um die gleiche Jahreszeit vorkommende *Eriocampa umbratica* Kl. ist bisexuell (Enslin 1918a, S. 30; Baer 1915, S. 242).

Hemichroa alni L. van Rossum (1904a, S. XXVIII) erwähnt, daß Cameron aus parthenogenetischen Eiern ausschließlich Weibchen erhalten habe. Enslin (1918a, S. 318) sagt: „Die Männchen dieser Art sind sehr selten; die Weibchen pflanzen sich in der Regel parthenogenetisch fort, und zwar ergeben die unbefruchteten Eier wieder Weibchen."

Hemichroa crocea Geoffr. Auch bei dieser Art sind Männchen außerordentlich selten. v. Stein (1879, S. 29), Cameron (1882, p. 27) und Baer (1915, S. 227) erhielten bei ihren Zuchten aus unbefruchteten Eiern ausnahmslos Weibchen, Fletcher (1881b, p. 127) dagegen neben etwa 90

Weibchen auch 2 Männchen. Diese scheinen die einzigen bis jetzt von der Art überhaupt bekannt gewordenen Männchen zu sein (Baer l. c.; Enslin 1918a, S. 317). Doncaster (1906, p. 563) gibt nur an, daß gewöhnlich Weibchen, gelegentlich auch Männchen aus unbefruchteten Eiern entstünden, ohne sich auf eigene Zuchtversuche zu stützen.

Lophyrus. Die Arten der Gattung *Lophyrus* sind, wie Enslin (1917, S. 240) vermutet, alle arrhenotok parthenogenetisch. Durch Zuchtversuche sichergestellt ist es bei *Lophyrus pini* L. (v. Siebold 1884, S. 94; Cameron 1884, p. 103; Macdougall 1907, p. 50), *Lophyrus virens* Kl. (Baer 1916, S. 316), *Lophyrus laricis* Jur. (Baer 1916, S. 317), *Lophyrus similis* Htg. (v. Stein 1883, S. 7; Baer 1906, S. 91; 1916, S. 320), *Lophyrus pallidus* Kl. (Enslin 1917, S. 239) und *Lophyrus variegatus* Htg. (Enslin 1917, S. 239). *Lophyrus fuscipennis* Forsius legte parthenogenetisch entwicklungsfähige Eier ab, aus denen sich Larven entwickelten; die Imagines wurden noch nicht auferzogen (Forsius 1911, S. 182).

Lygaeonematus compressicornis F. legte in Versuchen von Cameron (1884) unbegattet entwicklungsfähige Eier ab, die Larven starben aber ab, ohne sich zu Imagines weiter zu entwickeln.

Nematus coeruleocarpus Htg. ist arrhenotok parthenogenetisch nach v. Siebold (1884, S. 95) und van Rossum (1907, S. LV).

Nematus erichsoni Htg. Die Art ist thelytok parthenogenetisch, ergibt aber auf eine große Überzahl von Weibchen immer einige wenige Männchen. So fand Hewitt (1908, p. 650) unter 300 Stück 2 Männchen. Später gibt er an (Hewitt 1910), daß unter mehreren Tausend aus parthogenetischen Eiern erzogenen Individuen 0,3 % Männchen waren. Mangan (1910, p. 94) fand in seinen Zuchten, daß „hardly more than 0,2 % of the Sawflies emerged were males". Nach Enslin (1918a, S. 370) „pflanzt sich die Art im allgemeinen parthenogenetisch fort, das Männchen ist daher sehr selten".

Nematus luteus Panz. ist arrhenotok parthenogenetisch nach van Rossum (1905, S. LX).

Pachynematus obductus Htg. ist thelytok parthenogenetisch nach Cameron (1884).

Periclista albida Kl. ist arrhenotok parthenogenetisch nach van Rossum (1905, S. LX).

Phyllotoma nemorata Fall. Das Männchen dieser Art ist nicht bekannt (Enslin 1918a, S. 257). Cameron (1882, p. 29) gibt an, daß jungfräuliche Weibchen Eier ablegten, „but no insects were bred from them". Doch soll er nach Enslin (1918a, S. 258) parthenogenetische Fortpflanzung beobachtet haben, und zwar soll die Parthenogenesis thelytok sein (Enslin 1918a, S. 720) wie auch bei *Phyllotoma aceris* McLchl.

Phyllotoma vagans Fall. Unbefruchtete Eier entwickelten sich zu Larven (Fletcher 1881a, S. 180). Die Männchen sind verhältnismäßig selten (Enslin 1918a, S. 262).

Phymatocera aterrima Kl. ist arrhenotok parthenogenetisch nach van Rossum (1905, S. LXII; 1906, S. LXIV). „Die Männchen scheinen etwas häufiger zu sein als die Weibchen (Enslin 1918a, S. 285).

Pontania capreae L. Die thelytoke Parthenogenesis dieser gallbildenden Blattwespe wurde von Adler (1881, S. 240) durch Zuchtversuche festgestellt. Er beobachtete immer nur Weibchen und fand „alljährlich zwei Generationen mit ausschliesslich parthenogenetischer Fortpflanzung". Die Männchen kommen aber vor, sind jedoch selten (Enslin 1918a, S. 363). Auch Beyerinck (1888, S. 3) stellte die parthenogenetische Vermehrung von *Pontania capreae* fest; nach ihm fehlen in der ersten Generation die Männchen vollständig, während man in der zweiten davon ganz vereinzelte Stücke findet. Dennoch pflanzt sich auch die zweite Generation parthenogenetisch fort, und Beyerinck „glaubt, daß die Männchen von *Nematus Capreae*, in phyletischer Hinsicht, im Verschwinden begriffen sind". Seine Beobachtungen wurden durchaus von Magnus (1914, S. 58) bestätigt, der gelegentlich sogar noch eine dritte ebenfalls parthenogenetische Jahresgeneration beobachten konnte.

Pontania viminalis L. verhält sich nach Magnus (1914, S. 89) gerade so wie *Pontania capreae.*

Priophorus padi L. ist arrhenotok parthenogenetisch nach Cameron (1884, p. 105) und v. Siebold (1884, S. 94).

Pristiphora gehört zu den Gattungen, die thelytoke und arrhenotoke Arten umschließen. Arrhenotok sind *Pristiphora conjugata* Dahlb. (v. Siebold 1884, S. 95), *Pristiphora crassicornis* Htg. (van Rossum 1907, S. LV; 1908, S. XXXIV), *Pristiphora geniculata* Htg. (van Rossum 1909, S. 230), *Pristiphora testacea* Jur. (van Rossum nach de Meijere 1912) und *Pristiphora alnivora* Htg. (de Meijere 1912, S. LII); thelytok sind *Pristiphora pallipes* Lep. (Cameron 1884, p. 103) und *Pristiphora fulvipes* Fall. (van Rossum 1909, S. 214.) Die Männchen sind bei den beiden thelytoken Arten bekannt. van Rossum erzog *Pristiphora fulvipes* durch sechs Generationen hindurch und erhielt dabei insgesamt 296 Weibchen und 3 Männchen, so daß also keine reine Thelytokie vorliegt.

Pseudoclavellaria amerinae L. Die Fähigkeit unbefruchteter Eier, sich zu entwickeln, wurde zuerst von Brischke (1891, S. 29) beobachtet, dem aber die Aufzucht nur bis zum Larvenstadium gelang. van Rossum erzog drei Generationen nacheinander parthenogenetisch. Die erste ergab 3 Männchen und 8 Weibchen, die zweite 37 Männchen und 9 Weibchen, die dritte 5 Männchen und 4 Weibchen, die vierte nur Männchen. Die Männchen der zweiten parthenogenetischen Generation „waren niet zwakker dan die der eerste parthenogenesis. Zij waren integendeel zeer levendig" (van Rossum 1900, S. 53). Dagegen zeigten die Männchen der dritten Generation keine Neigung zur Kopulation; van Rossum (1902, S. 71) meint aber, daß dies „wellicht aan het zeer koude weder te wijten is, want zij waren oogenschijnlijk krachtig ontwikkeld". Diese Annahme

wird wohl das Richtige treffen, denn van Rossum (1904, S. LV) brachte ein Männchen der vierten parthenogenetischen Generation mit einem Weibchen der dritten zusammen, wobei sich das Männchen durchaus kopulationswillig zeigte, aber vom Weibchen nicht zur Kopulation zugelassen wurde. van Rossum erinnert an eine ähnliche Beobachtung, die Osborne machte, als er ein Männchen von *Abia fasciata* zu einem parthenogenetisch Eier ablegenden Weibchen derselben Art brachte: „She seemed decidedly unwilling to have anything to do with him and to prefer to accomplish her business altogether without his assistance“[1]).

Pteronidea cadderensis Cam. ist arrhenotok parthenogenetisch nach Cameron (1884).

Pteronidea curtispina C. G. Thoms ist arrhenotok parthenogenetisch nach Fletcher (1881a; Cameron 1882, p. 27; van Rossum 1906, S. VIII).

Pteronidea dispar Brischke ist arrhenotok parthenogenetisch nach van Rossum (1902a, S. 22 und 72; 1902b, S. 255; 1904, S. LVIII).

Pteronidea ferruginea Först. legt nach Baer (1905, S. 238) parthenogenetisch Eier ab; was sich daraus entwickelt, wird nicht angegeben.

Pteronidea flavescens Steph. van Rossum (1902b, S. 256) erhielt 40 parthenogenetische Larven, die sich aber nicht zu Imagines weiter entwickelten.

Pteronidea hypoxantha Först. ist arrhenotok parthenogenetisch nach Cameron (1882, p. 27) und van Rossum (1904, S. XXIII; 1906, S. LXIII). Aus 23 befruchteten Eiern erhielt van Rossum (1906, S. LVII) 11 Männchen und 12 Weibchen. Danach scheint es, als ob die arrhenotoke Parthenogenesis nur aushilfsweise eintritt, nicht regelmäßig wie bei der Biene.

Pteronidea melanaspis Htg. ist arrhenotok parthenogenetisch nach van Rossum (1902b, S. 255) und Miss Chawner (Doncaster 1906, p. 563).

Pteronidea melanocephala Htg. ist arrhenotok parthenogenetisch nach van Rossum (1900, S. 55).

Pteronidea miliaris Panz. ist arrhenotok parthenogenetisch nach Fletcher (1880), Cameron (1880, p. 77; 1882, p. 27) und v. Siebold (1884, S. 94). Doch fand Fletcher unter 22 parthenogenetisch erzogenen Stücken auch ein Weibchen.

Pteronidea myosotidis F. ist arrhenotok parthenogenetisch nach v. Siebold (1884, S. 94).

Pteronidea oligospila F. ist arrhenotok parthenogenetisch nach van Rossum (1902b, S. 255).

Pteronidea pavida Lep. legte in Zuchtversuchen von Brischke (1873, S. 9) parthenogenetisch Eier ab, die sich zu Larven entwickelten. Imagines wurden nicht erhalten. Cameron (1881, p. 271) stellte arrhenotoke Parthenogenesis fest.

Pteronidea polyspila F. ist arrhenotok parthenogenetisch nach Cameron

[1]) Man vgl. dazu die entsprechende Beobachtung von Weismann und Ishikawa (1888, S. 579) bei *Artemia salina* (oben S. 40, Anm. 1).

(1882, p. 27) und van Rossum (1908, S. XXX). Letzterer erhielt einmal auch ein Weibchen, hält aber einen Irrtum insofern nicht für ausgeschlossen, als vielleicht ein befruchtetes Ei auf der Futterpflanze war.

Pteronidea ribesii Scop. (*Nematus ventricosus* Kl.). Nachdem, worauf v. Siebold (1871, S. 106) hinweist, schon im Jahre 1820 durch Thom beobachtet worden war, daß bei *Pteronidea ribesii* „the ova of the female produce caterpillars, even when the male and female flies are kept separate", stellte Kessler (1866, S. 60—64), ohne von Thoms Beobachtung etwas zu wissen, durch Zuchtversuche fest, daß auch das unbegattete Weibchen Eier legt, aus denen sich stets Wespen männlichen Geschlechts entwickeln. Gleiches fand Cameron (1880, p. 77). Sehr eingehend und genau hat v. Siebold (1871, S. 106—130; 1884, S. 95) die arrhenotoke Parthenogenesis von *Pteronidea ribesii* untersucht. Von begatteten Weibchen abgelegte Eier ergaben in seinen Zuchten insgesamt 593 Männchen und 831 Weibchen, von unbegatteten abgelegte insgesamt 1621 Männchen und 13 Weibchen = 0,8 %. Als wichtigstes Ergebnis seiner Versuche bezeichnet er neben der Feststellung der Arrhenotokie „die Erfahrung, daß in den unbefruchteten Eiern nicht ausnahmsweise oder zufällig ein Embryo zur Entwicklung gelangt, sondern daß hier in der Regel alle unbefruchtet gelegten Eier junge Räupchen liefern" (l. c., S. 122). Daß befruchtete Weibchen eine gemischtgeschlechtige Nachkommenschaft liefern, erklärt er sich damit, daß die Weibchen durch den kurzen Begattungsakt nur eine geringe Menge von Samenmasse erhielten, so daß ein Teil der Eier unbefruchtet abgelegt werden müsse. Indessen genügt diese Annahme kaum, um das im ganzen doch wohl ziemlich konstante Zahlenverhältnis zwischen den beiden Geschlechtern zu erklären.

Doncaster (1906, p. 564) weist darauf hin, daß, wenn aus unbefruchteten Eiern nur Männchen entstehen, dies nicht etwa darauf beruhen könne, daß im Weibchen zweierlei Eier, männchenerzeugende und weibchenerzeugende, vorhanden seien, von denen das unbegattete Weibchen die erstere Sorte allein ablegte. Denn ein solches „female will lay about 100 eggs and then die, and I find that only three or four eggs remain in the ovarian tubes". Es gelang ihm übrigens nie, auch nur die Hälfte der unbefruchteten Eier bis zur Imago aufzuziehen; alle Eier, die sich fertig entwickelten, ergaben Männchen. Man könnte daraus schließen, daß die weibchenerzeugenden Eier abstürben, ohne sich zu entwickeln. Aber Doncaster schiebt diese hohe Sterblichkeit der unbefruchteten Eier in seinen Versuchen auf die ungünstigen Witterungsverhältnisse zur Zeit der Versuche und erinnert daran, daß bei den Blattwespen allgemein die Weibchen widerstandsfähiger als die Männchen sind, „and this suggests that the male larvae are more delicate, so that the high mortality among larvae from virgin eggs may be so accounted for".

Die cytologischen Untersuchungen Doncasters (1906, 1907, 1909) über *Pteronidea ribesii* haben keine eindeutigen Ergebnisse gezeitigt.

Nach seinen letzten, seine früheren Mitteilungen berichtigenden Angaben findet bei der Bildung der Spermatozoen eine Reduktion der Chromosomenzahl statt. Das würde bedeuten, daß die Männchen diploid sind. Wenn das richtig wäre, dann müßten die Weibchen zweierlei Eier legen: unreduzierte, aus denen parthenogenetisch Männchen entstünden, und reduzierte, aus denen nach der Verschmelzung mit einem Spermatozoon Weibchen hervorgingen. Das ist aber unwahrscheinlich, da, wie die Zuchtversuche zeigen, offenbar nur einerlei Eier erzeugt werden, und zwar haploide, da sie befruchtungsfähig sind. Es dürfte daher hier generative arrhenotoke Parthenogenesis vorliegen, und Doncaster wird sich geirrt haben. Das gelegentliche Auftreten vereinzelter Weibchen in den Zuchten v. Siebolds, das dieser selbst auf einen Versuchsfehler (Einbringen befruchteter Eier mit der Futterpflanze) schiebt, wäre vielleicht damit zu erklären, daß bei einzelnen Eiern gelegentlich die Reduktionsteilung unterbleibt, daß die so entstandenen diploiden Eier aber ebenso entwicklungsfähig sind wie die haploiden. Bei der großen Sorgfalt, mit der v. Siebold experimentiert hat, und da seitdem auch bei anderen arrhenotok parthenogenetischen Tieren das gelegentliche Auftreten von Weibchen beobachtet worden ist, muß diese Deutung ernstlich in Betracht gezogen werden.

Pteronidea salicis L. ist arrhenotok parthenogenetisch nach Fletcher (1881c, p. 127).

Pteronidea spiraeae Zadd. Das Männchen ist bisher nur in Zuchten von Kriechbaumer aufgetreten (Enslin 1918a, S. 430). In Holland fand van Rossum (1902b) nur die Weibchen. Sie erwiesen sich als thelytok parthenogenetisch, es wurden drei Generationen nacheinander erzogen. Die dritte Generation legte noch Eier ab, die sich auch zu Larven entwickelten, aber keine Imagines mehr ergaben. van Rossum (1902b, S. 255) schließt daraus, „dat bij voortgezette parthenogenesis gedurende eenige generaties, de levenskracht der *spiraeae*-wespen begint te verminderen“. Es ist aber wohl wahrscheinlicher, daß irgendwelche äußeren Verhältnisse maßgebend waren. Das völlige Fehlen der Männchen bei einer verbreiteten und keineswegs seltenen Art ist doch wohl nur auf Grund des Bestehens dauernder thelytoker Parthenogenesis zu verstehen, bei der ja gelegentlich wie z. B. bei *Nematus erichsoni* einige Männchen entstehen können.

Pteronidea tibialis Newm. van Rossum (1907, S. LI; 1908, S. XXIX) erhielt aus unbefruchteten Eiern nur Weibchen. Das Männchen ist sehr selten, vielleicht noch ganz unbekannt nach Enslin (1918a, S. 432), der die Art auch „mehrere Jahre hindurch in Anzahl gezüchtet, aber stets nur Weibchen erhalten“ hat.

Selandria temporalis C. G. Thoms. Aus unbefruchteten Eiern erhielt van Rossum (1905, S. XIV; 1906, S. XII) einige Männchen. Nach Enslin (1918a, S. 199) ist „das Männchen noch nicht beschrieben“.

Selandria stramineipes Kl. „Die Art kommt in ganz Europa, im

nördlichen Afrika, in Kleinasien und Transkaukasien vor. Die Männchen sind sehr selten, so daß sich das Tier jedenfalls häufig auf parthenogenetischem Wege fortpflanzt und zu den Arten gehört, die bei Fortpflanzung ohne Befruchtung weibliche Nachkommen liefern" (Enslin 1918a, S. 201).

Strongylogaster lineata Christ. Von dieser an sich häufigen Art sind „die Männchen selten, und es ist wahrscheinlich, daß sich die Art häufig parthenogenetisch fortpflanzt" (Enslin 1918a, S. 204). Doch gibt Morice (1908, p. 192) an, er habe in England „only found both sexes of which I have taken pretty abundantly in the New Forest and elsewhere, though Smith and Cameron speak of the males as extremely rare". Auch Wüstnei (1885, S. 47) fand bei Kiel beide Geschlechter. Nach Schulz (1898) sollen in Zuchtversuchen „mehrerer Forscher" unbefruchtete Eier ausnahmslos Männchen in großer Zahl ergeben haben. Cameron (1880, p. 77) erhielt nur Larven.

Tenthredo scrophulariae L. legte in Zuchtversuchen van Rossums (1902, S. 27) parthenogenetisch Eier ab; es wird aber nicht angegeben, was sich daraus entwickelt hat.

Thrinax mixta Kl. ergab aus parthenogenetischen Eiern ein Weibchen, das wiederum parthenogenetisch Eier ablegte, aus denen 7 Larven schlüpften (van Rossum 1905, S. LXIV; 1906, S. LXIV).

Trichiocampus ulmi L. Cameron (1884) und van Rossum (1902, S. 72) erhielten Eiablage von unbegatteten Weibchen, geben aber nichts über die Weiterentwicklung an.

Trichiocampus viminalis Fall. ist arrhenotok parthenogenetisch nach v. Siebold (1884, S. 94).

Trichiosoma lucorum L. ist arrhenotok parthenogenetisch nach Cameron (1884) und van Rossum (1900, S. 54; 1901, S. 57). Bei *Trichiosoma sorbi* Htg. hat v. Siebold (1884, S. 94) Larven in parthenogenetischer Zucht erhalten und bei *Trichiosoma tibiale* Steph. van Rossum (1906, S. LXII) Eiablage unbegatteter Weibchen beobachtet. —

Fassen wir zusammen, so ergibt es sich, daß thelytoke Parthenogenesis bisher für die folgenden Tenthrediniden nachgewiesen worden ist:

Abia fasciata
Allantus canadensis
,, pallipes
Amauronematus puniceus
,, semilacteus
Caliroa limacina
Cimbex connata
Croesus varus
Empria abdominalis
,, pulverata
Eriocampa ovata
Hemichroa alni
,, crocea
Nematus erichsoni
Pachynematus obductus
Phyllotoma aceris
,, nemorata
Pontania capreae
,, viminalis
Pristiphora pallipes
,, fulvipes
Pteronidea spiraeae
,, tibialis
Thrinax mixta.

Dazu kommen als vielleicht thelytok parthenogenetisch noch hinzu:

Caliroa aethiops	Selandria stramineipes
Phyllotoma vagans	Strongylogaster lineata.

Die anderen genannten Arten sind arrhenotok parthenogenetisch mit Ausnahme der zwei amphoterotok parthenogenetischen Arten:

Ametastegia equiseti	Pseudoclavellaria amerinae.

Dabei ist es bemerkenswert, daß die thelytoke Parthenogenesis in vielen genauer untersuchten Fällen nicht ganz rein ist; es entstehen vielmehr gelegentlich und mit mehr oder weniger Regelmäßigkeit einige wenige Männchen. So ist es bei *Abia fasciata*, *Hemichroa crocea*, *Nematus erichsoni*, *Pristiphora fulvipes* und vermutlich auch bei *Pontania capreae* und *Pteronidea spiraeae*. Es ist aber durchaus wahrscheinlich, daß sich die anderen Arten auch so verhalten. Man muß bedenken, daß in den meisten Fällen nur verhältnismäßig wenig Individuen aufgezogen worden sind, und daß der Prozentsatz von Männchen nur gering ist (0,2—0,3 % bei *Nematus erichsoni*, etwa 1 % bei *Pristiphora fulvipes*), so daß aus dem Nichtauftreten von Männchen auf reine Thelytokie nur dann geschlossen werden darf, wenn ein sehr großes Zahlenmaterial vorliegt. Das ist um so mehr zu beachten, als auch der umgekehrte Fall vorkommt, daß nämlich bei Arrhenotokie vereinzelte Weibchen auftauchen. So erhielten v. Siebold bei *Pteronidea ribesii* 0,8 % Weibchen unter der sonst ausschließlich männlichen Nachkommenschaft, van Rossum bei *Pteronidea polyspila* und Fletcher bei *Pteronidea miliaris* je einmal ein Weibchen. Freilich ist in diesem Falle, worauf v. Siebold und van Rossum selbst hinweisen, eine manchmal schwer vermeidbare Fehlerquelle darin gegeben, daß mit der Futterpflanze befruchtete Eier eingeschleppt werden könnten. Indessen ist es nicht wahrscheinlich, wie oben schon erwähnt wurde, daß der Fall der *Pteronidea ribesii* so zu deuten ist.

b) Cynipidae.

Eine kurze Zusammenfassung des bis jetzt Bekannten über die Fortpflanzungsweise der Cynipiden im allgemeinen und über Parthenogenesis bei ihnen im besonderen gibt Kieffer (1914, S. 14—20).

Es finden sich bei den verschiedenen Arten der Gallwespen dreierlei Fortpflanzungsweisen: reine Bisexualität, Heterogonie und reine Parthenogenesis. An dieser Stelle kommen natürlich nur die Arten mit dauernder Parthenogenesis in Betracht. Doch ist es für unsere Fragestellung von Bedeutung, daß die Heterogonie der Cynipiden ein regelmäßiger Wechsel zwischen einer bisexuellen und einer parthenogenetischen Generation ist, wobei die beiden Generationen sich voneinander in mehrfacher Hinsicht unterscheiden: sie selbst wie auch die von ihnen hervorgerufenen Gallbildungen sind morphologisch voneinander zum Teil stark verschieden. Aus den befruchteten Eiern der bisexuellen Generation gehen also nur

Weibchen hervor, die dem Muttertier nicht ähnlich sind, und aus deren sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern Männchen und Weibchen der bisexuellen Generation entstehen. Wenn also dauernd parthenogenetische Formen aus heterogonen entstehen könnten, so wäre es bei den Cynipiden möglich, daß zwei verschiedene Arten sich bildeten: eine, indem die parthenogenetische Form des heterogonen Cyklus von ihrer amphoterotoken Parthenogenesis zur thelytoken überginge, eine zweite, indem die Weibchen der bisexuellen Generation die Fähigkeit zu thelytoker Parthenogenesis erwürben. Ich komme auf diese Frage noch zurück.

Bisexuell sind alle Cynipiden, die an anderen Pflanzen als an *Quercus* und *Acer* Gallen erzeugen, und die Einmieter. Bemerkenswert ist, daß „bei allen Arten ohne Generationswechsel die Zahl der Weibchen diejenige der Männchen stets übertrifft" (Kieffer 1914, S. 15). Das kann so weit gehen, daß bei manchen Gattungen und Arten Männchen äußerst selten sind oder ganz fehlen. Freilich darf aus solchen Befunden bei den Cynipiden noch weniger als sonst darauf geschlossen werden, daß die betreffenden Arten thelytok parthenogenetisch seien, da — sofern das nicht durch genaue Zuchtversuche ausgeschlossen ist — die Möglichkeit vorliegt, daß es sich um die parthenogenetische Form eines heterogonen Cyklus handelt. So kommt z. B. *Cynips kollari* Hart. nur im weiblichen Geschlecht vor. Smith (1867, p. 182) vermutet auf Grund der Tatsache, daß das Tier sich seit seiner Einwanderung nach England 1847 dort in ungeheurer Individuenzahl verbreitet hat, aber ausschließlich weiblich vorkommt, daß das Männchen gar nicht existiere, und Beijerinck (1882, S. 139) gelangte auf Grund seiner Beobachtungen und Versuche „zur sicheren Überzeugung, daß *Cynips kollari* ausschließlich nur parthenogenetische Fortpflanzung besitzt, daß sie mithin Gallen erzeugt, welche ihren eigenen Wohnungen ähnlich sind, und daß sie nicht wie die meisten übrigen Eichengallwespen, mit einer zweigeschlechtlichen Generation abwechselt". Und doch gelang es Beijerinck selbst (1902) später festzustellen, daß *Cynips kollari* die agame Form zu dem bisexuellen *Andricus circulans* Mayr ist. Solche Vorkommnisse ermahnen zu großer Vorsicht. Trotzdem kann es keinem Zweifel unterliegen, daß bei einigen Cynipiden doch dauernde Parthenogenesis vorhanden ist. Die mir bekannt gewordenen Fälle sollen im folgenden zusammen mit einigen unsicheren in alphabetischer Reihenfolge zusammengestellt werden.

Andricus albopunctatus Schlecht. Durch Zuchtversuche stellte Adler (1881, S. 205) fest, daß unbefruchtete Weibchen an der Eiche Gallen erzeugen, die denen gleichen, aus denen sie hervorgegangen sind, und in denen wieder Weibchen zur Entwicklung kommen, die dem Muttertier vollkommen ähnlich sind. Diese Ergebnisse konnte Beijerinck (1882, S. 30) durch seine Beobachtungen bestätigen. Die Männchen sind unbekannt.

Andricus marginalis Schlecht. ergab Adler (1881, S. 203) bei seinen

Zuchtversuchen dieselben Ergebnisse wie *Andricus albopunctatus*. Die Männchen sind unbekannt.

Andricus quadrilineatus Hart. Auch bei dieser Art kommen keine Männchen vor. Adler (1881, S. 205) beobachtete, daß sich aus Eichenknospen, die von den Weibchen angestochen wurden, wieder *quadrilineatus*-Gallen bildeten und schließt daraus auf das Fehlen von Heterogonie. Zuchtversuche gelangen nicht.

Andricus seminationis Gir. Mit den Weibchen dieser Art — die Männchen sind unbekannt — stellte Adler (1881, S. 202) drei Jahre hintereinander Zuchtversuche an. Es ergab sich, daß die Eier sich entwickelten und daß stets *seminationis*-Gallen entstanden.

Es ist übrigens bemerkenswert, daß sich die vier genannten *Andricus*-Arten nach Kieffer (1914, S. 61) nur durch ihre verschieden ausgebildeten Gallen unterscheiden lassen. Für diese Verschiedenheit der Gallen müssen aber Verschiedenheiten der Gallenerzeuger maßgebend sein, da die Wirtspflanze für alle vier dieselbe ist, nämlich die Eiche, und wenigstens die drei letztgenannten Arten ihre Gallen auch auf denselben Organen der Pflanze, nämlich auf den Blättern, erzeugen. — Adler (1881, S. 235) gibt an, daß die Weibchen dieser dauernd parthenogenetischen Arten ein Receptaculum seminis besitzen. ,,Ein Vergleich mit dem Receptaculum der geschlechtlichen Arten läßt aber eine gewisse Atrophie nicht verkennen; bei den agamen Arten scheint eine mehr oder weniger rudimentäre Beschaffenheit desselben vorzuherrschen.''

Aulacidea hieracii Bouché. Die Wespe ist bisexuell und nicht heteröcisch. Beijerinck (1882, S. 48) fand aber, daß auch unbefruchtete Weibchen Eier legen, und daß infolge dieser Eiablage sich an *Hieracium rigidum* Gallen bildeten. Ob darin die Tiere zur vollen Entwicklung kamen, und welches Geschlecht sie hatten, wird nicht angegeben.

Ceroptres. Von dieser Einmieter-Gattung berichtet Kieffer (1914, S. 16), daß ,,G. Mayr 600 Individuen von *Ceroptres arator* Hart. aus Gallen gezüchtet hat, ohne daß ihm dabei ein Männchen zu Gesicht gekommen wäre; unter 102 Exemplaren von *Ceroptres cerri*, die derselbe Beobachter gezüchtet hat, befanden sich nur 4 Männchen''. Da Heterogonie hier ausgeschlossen ist, vermutet Kieffer dauernde Parthenogenesis.

Cynips. Von dieser Gattung sind zahlreiche Arten bekannt, die rein weiblich sind (vgl. die Zusammenstellung bei Beijerinck 1902, S. 19). Es dürfte sich aber, wie auch Beijerinck annimmt, um heterogone Arten handeln, deren sexuelle Generationen noch nicht nachgewiesen worden sind. Damit dürfte sich auch die Annahme von Bugnion (1906, p. 190) erledigen, daß *Cynips quercus-tozae* Bosc. dauernd parthenogenetisch sei, was Bugnion daraus schließt, daß die Eier keine Mikropyle haben und schon 1—2 Monate vor der Ablage mit einer festen Schale umgeben sind, und daß die Weibchen kein Receptaculum seminis besitzen.

Diastrophus rubi Hart. Männchen sind bei dieser Art nicht selten.

Trotzdem hat KIEFFER (1914, S. 16) „parthenogenetische Fortpflanzung beobachtet". BEIJERINCK (1882, S. 30) bemerkt: „Mit Bezug auf zwei *Diastrophus*-Arten, welche auf Brombeeren Gallen erzeugen, meine ich auf Grund vorläufiger Untersuchung schließen zu können, daß auch bei diesen Arten die Zahl der Männchen eine so kleine ist, daß nur selten eine Befruchtung von Weibchen stattfinden kann."

Phanacis. Von dieser Gattung, die nur zwei Arten, darunter die einheimische *Phanacis centaureae* FÖRSTER, umfaßt, sagt KIEFFER (1914, S. 16), für sie gelte dasselbe, wie für die Gattung *Ceroptres.* „Wie KALTENBACH und später MAYR, der mehrere Hunderte von diesen Wespen zog, habe auch ich nur Weibchen dieser Art zu Gesicht bekommen; FOERSTER ist der einzige, der, nach wiederholten Zuchten, endlich auch das Männchen zu sehen bekam."

Rhodites. Bei den Arten dieser Gattung, deren Gallen alle auf Rosen entstehen, sind die Männchen allgemein äußerst selten, und für einige Arten ist die Parthenogenesis auch durch Zuchtversuche nachgewiesen. Einige Angaben über das Vorkommen von Männchen sind bei KIEFFER (1914, S. 15f.) zusammengestellt.

Rhodites mayri SCHLECHT. Das Männchen dieser Art ist unbekannt, vielleicht aber in einigen Stücken von BEIJERINCK (1882, S. 160) erzogen worden. Die unbegatteten Weibchen legten in den Zuchtversuchen BEIJERINCKS Eier ab, und es entwickelten sich Gallen, aus denen Wespen schlüpften, die wieder für Zuchtversuche verwendet wurden. Die thelytoke Parthenogenesis von *Rhodites mayri* muß damit als bewiesen gelten. Allerdings gibt BEIJERINCK (1882, S. 161) an, „daß in mehreren Fällen, wo ich ein Männchen bei den Weibchen in die Netze gebracht hatte, die Gallenausbeute außerordentlich reichlich war; jedoch könnte dieses zufälligerweise verursacht worden sein, in Folge besonderer Fähigkeit der benutzten individuellen Pflanzen für Gallbildung, sodaß noch keine genügende Veranlassung besteht, auf eine bisweilen stattfindende Befruchtung zu schließen".

Rhodites rosae L. Die Männchen sind sehr selten (Angaben darüber z. B. bei CAMERON 1892, p. 41; KIEFFER 1914, S. 15), immerhin fand ADLER (1881, S. 242) etwa 2 %. Ich habe nur eine Angabe gefunden, wonach Häufigkeit der Männchen behauptet wird: nach MAGRETTI (1881, p. 41) sollen in der Lombardei bei *Rhodites rosae* „i maschi in numero maggiore delle femmine" sein. Sollte sich diese Angabe bestätigen, so würde sie bedeuten, daß neben der dauernd parthenogenetischen Form lokal noch bisexuell gebliebene Stämme vorkommen. Durch Zuchtversuche wurde die Entwicklung unbefruchteter Eier nachgewiesen von ADLER (1882, S. 242) und KIEFFER (1914, S. 16), welch Letzterer angibt, daß auch BEIJERINCK und PASZLAVSKY die agame Fortpflanzung von *Rhodites rosae* festgestellt hätten. — Cytologisch wurde die Art von SCHLEIP (1910) untersucht mit dem Ergebnis, daß beide Reifungsteilungen stattfinden,

ohne daß dabei aber eine Reduktion der Chromosomenzahl geschähe. Die Chromosomenzahl ist in allen Teilungen 12; nach Schleip ist das die diploide Chromosomenzahl, da man, wenn es die haploide wäre, erwarten müßte, daß aus den unbefruchteten Eiern Männchen entstünden. — Das gelegentliche Auftreten von Männchen wäre dann so aufzufassen, daß die Reduktion der Chromosomenzahl unter gewissen Umständen doch durchgeführt wird, so daß haploidkernige Eier entstehen, aus denen sich parthenogenetisch Männchen entwickeln. Das läßt sich natürlich nur durch Untersuchung der Spermiogenese entscheiden. Zu beachten ist dabei, daß bei *Dryophanta erinacei* Mayr, einer heterogonen Cynipide mit einer bisexuellen Frühjahrs- und einer weiblichen parthenogenetischen Herbstgeneration nach Wieman (1915, p. 37) bei der Spermatogenese anscheinend keine Reduktion stattfindet. Die haploide Chromosomenzahl ist hier 12, und Wieman findet dieselbe Zahl auch in den Kernen der somatischen Zellen von Männchen und Weibchen der bisexuellen Generation. „The facts at hand do suggest that the males and females of the bisexual generation of *Dryophanta* develop from eggs whose chromosomes have undergone reduction in maturation“ (l. c., p. 41). Danach müßte die parthenogenetische Generation — wie bei *Rhodites rosae* — aus lauter diploiden Weibchen bestehen; zum Unterschied von *Rhodites* aber fände bei der Eibildung von *Dryophanta* Reduktion statt. Die bisexuelle Generation aber müßte aus haploiden Männchen und, was sehr auffallend wäre, aus haploiden Weibchen bestehen. Hier sind weitere Untersuchungen erforderlich, um so mehr, als sich nach den Untersuchungen von Doncaster (1910 und 1911) die ebenfalls heterogone Cynipide *Neuroterus lenticularis* Ol. anders verhält: bei ihr soll die amphoterotoke Parthenogenesis nicht generativ in beiden Geschlechtern, sondern generativ im männlichen, somatisch im weiblichen Geschlecht sein. Die diploiden Weibchen der parthenogenetischen Frühjahrsgeneration haben die Chromosomenzahl 20 und liefern zweierlei Arten von Eiern, diploide und haploide. Aus ersteren entstehen die Weibchen, aus letzteren die Männchen der bisexuellen Generation, beide durch Parthenogenesis. Dabei legt ein und dasselbe Weibchen entweder nur unreduzierte oder nur reduzierte Eier, so daß Männchen- und Weibchen-Erzeugerinnen unterschieden werden müssen. Die Eier der Sommergeneration sind natürlich haploid. —

Es wäre sehr erwünscht, wenn die Parthenogenesis der Cynipiden experimentell und cytologisch an verschiedenen Vertretern näher untersucht würde, da die vorliegenden Ergebnisse noch nicht genügend klar sind. Immerhin kann das Bestehen dauernder thelytoker Parthenogenesis für eine Anzahl von Arten als gesichert angesehen werden.

Besondere Beachtung verdient bei den Cynipiden die Frage, wie die dauernde Parthenogenesis entstanden ist: ob sie nämlich unmittelbar aus der Bisexualität oder aber aus der Heterogonie hervorgegangen ist. Daran, daß ursprünglich alle Cynipiden einfach bisexuell waren, ist wohl

ein Zweifel nicht möglich. Also auch die Heterogonie muß sich aus der Bisexualität entwickelt haben. Die dauernde Parthenogenesis könnte nun aber einmal so entstanden sein, daß, nachdem bei den heterogon gewordenen Arten parthenogenetische Generationen vorhanden waren, die dazugehörigen bisexuellen Generationen ausfielen, dann aber auch so, daß unmittelbar von der Bisexualität aus der Übergang zur Parthenogenesis erfolgte, ohne daß erst der Umweg über die Heterogonie eingeschlagen wurde. Schließlich wäre auch denkbar, daß beide Generationen heterogoner Formen unter Aufgabe der Heterogonie parthenogenetisch würden, was bei der zum Teil sehr starken morphologischen Verschiedenheit der beiden Generationen zur Entstehung verschiedener Formen führen müßte.

Eine endgültige Entscheidung dieser Frage läßt sich auf Grund der bekannten Tatsachen nicht treffen. Es ist aber wohl wahrscheinlich, daß die dauernd parthenogenetischen Formen unmittelbar aus bisexuellen hervorgegangen sind. So viel ich sehe, wird nur von Nuesslin (1913, S. 464) die Anschauung vertreten, daß sie aus heterogonen Arten entstanden seien; er sagt im Hinblick auf die Cynipiden: „Die parthenogenetische Generation kann bei einzelnen Arten allein übrig bleiben, so bei *Cynips seminationis* Schlecht., und drei weiteren Arten, bei welchen Männchen ganz unbekannt sind.“ Andere Forscher neigen, ohne sich allerdings ganz klar zu der ganzen Frage zu äußern, der Ansicht zu, daß die parthenogenetischen Arten unmittelbar von bisexuellen abstammen. So Adler (1881, S. 235), dessen Überzeugung, „dass in einer weiter zurückliegenden Periode auch Männchen existirt haben müssen“, sich darauf gründet, daß bei den parthenogenetischen *Andricus*-Weibchen Receptacula seminis vorkommen, und daß bei manchen Gallwespen, bei denen die Fortpflanzung eine rein parthenogenetische geworden ist, gelegentlich einige Männchen vorkommen, wie z. B. bei *Rhodites rosae.* Auch Beijerinck (1882, S. 30) schließt aus der letzterwähnten Tatsache sowie daraus, daß er bei der bisexuellen *Aulacidea hieracii* von unbefruchteten Weibchen Gallen erhielt, daß hier „die Natur so zu sagen den ersten Schritt auf dem Wege zur parthenogenetischen Fortpflanzung ablegt“. Endlich nimmt auch Kieffer (1914, S. 16) an, daß bei den Gattungen, bei denen Männchen selten sind oder fehlen, „die Fortpflanzungsweise allmählich von der sexuellen zur agamen hinüberschreitet, da man annehmen muß, daß wegen des seltenen Vorkommens der Männchen die Befruchtung der Weibchen ebenfalls äußerst selten und zwar nur ausnahmsweise stattfinden kann“.

Wenn Nuesslin annimmt, die dauernde Parthenogenesis der Cynipiden könne einfach dadurch entstanden sein, daß die sexuelle Generation einer heterogonen Art ausgeschaltet wird, so daß die parthenogenetische allein übrig bleibt, so geht er ohne weiteres über einige Schwierigkeiten hinweg, die nicht so leicht zu überwinden sind. Denn im Rahmen der Heterogonie ist die Parthenogenesis amphoterotok, falls sie aber dauernd

wird, muß sie zur Thelytokie umschlagen; vor allem aber wäre zu erklären, warum nun auf einmal aus den Eiern der parthenogenetischen Generationen Wespen hervorgingen, die ihren Muttertieren gleichen, während bisher immer solche sich aus ihnen entwickelten, die sich sexologisch, biologisch und morphologisch von ihnen unterschieden.

Der gleichen Schwierigkeit begegnet man dann, wenn man die dauernd parthenogenetischen Formen etwa von der sexuellen Generation heterogoner Arten ableiten wollte: es bliebe zu erklären, warum aus den Eiern der bisher sexuellen Generation nicht mehr wie bisher morphologisch und biologisch verschiedenartige Tiere hervorgingen.

Unter diesen Umständen ist es wohl am wahrscheinlichsten anzunehmen, daß die thelytok parthenogenetischen Cynipiden unmittelbar aus bisexuellen Formen hervorgegangen sind, und daß diejenigen Arten, bei denen gelegentlich noch vereinzelte Männchen erscheinen, im Begriff sind, zur ausschließlichen Parthenogenesis überzugehen. Vermutlich werden sie alle diploid sein, und das vereinzelte Auftreten von Männchen bei gewissen Arten dürfte darauf beruhen, daß die sonst unterbleibende Reduktionsteilung hier und da doch durchgeführt wird, so daß haploide männchenliefernde Eier entstehen. Wenn solche haploide Eier in mehreren Generationen nacheinander entstünden, so wäre es nicht undenkbar, daß einige Weibchen von ihnen durch die Männchen befruchtet würden, wodurch wieder eine gemischtgeschlechtige Generation entstehen könnte. So könnte aus der Parthenogenesis die Heterogonie sich herausbilden, was ich deswegen hier andeute, weil Adler (1881, S. 244) es „für sicher hält, daß die parthenogenetische Generation als ursprüngliche anzusehen und daher die geschlechtliche ihr unterzuordnen ist.“

c) Ichneumonidae.

Mit Schmiedeknecht (1914) fasse ich alle Schlupfwespen unter dem Namen Ichneumonidae zusammen, so daß sie die Ichneumoniden im engeren Sinne, die Braconiden, Chalcididen und Proctotrupiden umfassen.

Offenbar ist Parthenogenesis bei den Ichneumoniden weit verbreitet; sie kommt fakultativ und obligatorisch in der thelytoken, arrhenotoken und amphoterotoken Form vor, und in mehr als einer Hinsicht dürften die Schlupfwespen die dankbarsten Objekte vor allem für die experimentelle Behandlung der Parthenogenesis-Fragen darbieten. Zahlreiche Einzeltatsachen sind schon bekannt, aber so in der Literatur verstreut und zum Teil an so abgelegenen Orten veröffentlicht, daß sie den biologischen Forschern meist ganz unbekannt geblieben sind. Insbesondere dürfte eine genaue Durchsicht der vielen Schädlingsmonographien, die wir amerikanischen Entomologen verdanken, noch manche wichtige Tatsache zutage fördern. Ich stelle zunächst das mir bekannt Gewordene in alphabetischer Reihenfolge zusammen[1]).

[1]) Auch bei dieser Gruppe sind die Nomenklaturschwierigkeiten für den Nichtspezialisten sehr groß. Ich halte mich im allgemeinen an Schmiedeknecht.

Ageniaspis fuscicollis DALM. (Chalcididae). Diese durch ihre Polyembryonie bekannte Zehrwespe ist nach SILVESTRI (1908 b) arrhenotok parthenogenetisch, was BUGNION (1892, p. 528) schon auf Grund seiner Beobachtungen vermutet hatte; durch einen Zuchtversuch wurde das auch von MARTIN (1914) bestätigt. Die Polkörperchen, die bald nach der Eiablage gebildet werden, entstehen bei befruchteten wie bei unbefruchteten Eiern in Zweizahl. Die Chromosomenzahlen wurden nicht festgestellt; es ist zu vermuten, daß die Reduktion stattfindet.

Anagrus columbi PERKINS und *Anagrus frequens* PERKINS (Proctotrupidae) sind nach PERKINS (1905, p. 190) thelytok parthenogenetisch. Männchen sind sehr selten und erscheinen nur „at intervals". Da lange Zeit hindurch fortgesetzte Zuchtversuche für *Anagrus* nicht vorliegen (wohl aber für die nahe verwandte Gattung *Paranagrus*; vgl. daselbst), so ist es nicht unmöglich, daß Heterogonie vorläge, wenn es auch, nach Analogie zu den anderen Schlupfwespen zu schließen, nicht wahrscheinlich ist.

Anaphoidea luna GIRAULT (Chalcididae) ist nach SILVESTRI (1915, p. 81) wahrscheinlich arrhenotok parthenogenetisch.

Apanteles militaris L. (Braconidae). Dieser bekannte Parasit des Kohlweißlings und anderer Schmetterlinge ist bisexuell. Unbefruchtete Eier sind aber entwicklungsfähig und ergeben ausschließlich Männchen (TOWER 1915, p. 503; 1916, p. 456).

Aphelinus diaspidis HOWARD (Chalcididae), Parasit von *Chrysomphalus aurantii* MASK. „In a considerable number of specimens collected from various places during the past three seasons no males have yet been taken. That this species may reproduce parthenogenetically there is no doubt, for a female just emerging was placed in a glass vial for two or three hours and upon being liberated on a scale infested orange there was immediately deposited beneath a scale an egg, which later hatched" (QUAYLE 1910, p. 401). Es liegt also thelytoke Parthenogenesis vor.

Aphidius nigripes ASHMEAD (Braconidae), Parasit von *Macrosiphum granarium*, ist arrhenotok parthenogenetisch nach Zuchtversuchen von PHILLIPS (1916, p. 478).

Aphidius sp. (Braconidae). In den Blattläusen *Myzus persicae* und *Toxoptera graminum* schmarotzt in Südafrika eine zu *Aphidius* gehörige Brakonide (= *Lysiphlebus tritici*?), deren Weibchen häufiger als die Männchen sind. „For a generation or two the females can reproduce without being fertilized. A very large percentage of the offspring of an unfertilized female are males, thus correcting the proportion of the sexes" (MOORE 1912, p. 422). Dies bezieht sich auf den in *Myzus* vorkommenden *Aphidius*. Von dem in *Toxoptera* schmarotzenden berichtet MOORE (1913, p. 768) ganz Ähnliches: „If the female has been fertilized by the male her offspring consists of about 70 % of females. If, however, the female is not fertilized, she can still lay eggs which will develop, but the offspring of these eggs will show a percentage of about 70 males, thus bringing up the percentage of males in the field. Even a female of second generation

is able to lay eggs without being fertilized, but, under these conditions, the offspring is practically all males."

Aspidiotiphagus citrinus Craw. (Chalcididae) ist nach Townsend (1912, p. 260) parthenogenetisch, vermutlich thelytok, denn das Männchen ist nicht bekannt (Howard 1895, p. 31).

Baeus (Proctotrupidae). Bei den Arten dieser in Spinneneiern schmarotzenden Gattung sind Männchen äußerst selten, so bei *Baeus apterus* Bugn. et Pop. (nach Bugnion et Popoff 1910, p. 731), *Baeus castaneus* Kieff. (nach Kieffer 1910) und *Baeus seminulum* Hal. (nach Kryger 1910, p. 285). Bei den beiden letztgenannten Arten erhielt Kryger in Zuchtversuchen nur Weibchen, nur einmal bei *Baeus seminulum* einige Männchen, die bisher die einzigen von dieser Art bekannten sind. Man kann thelytoke Parthenogenesis mit gelegentlicher Männchenerzeugung vermuten.

Coccophagus lecanii Fitsch. (Chalcididae), ein weitverbreiteter Parasit der Schildlaus *Coccus hesperidum*. Er ist nach Timberlake (1913, p. 298) „like many of the Aphelininae normally parthenogenetic in reproduction and regularly thelyotokous producing females generation after generation without the intervention of the male".

Wenn *Coccus hesperidum* aber schon mit *Microterys* oder *Aphycus* parasitiert ist, dann wird *Coccophagus* nicht selten zum Hyperparasiten. Auch dann entwickeln sich die Eier parthenogenetisch, aber es entstehen dann ausschließlich Männchen, so daß die sonst thelytoke Parthenogenesis in arrhenotoke umschlägt. „This change in the sex of the offspring takes place not only under artificial conditions in experiments, but also in the case of hosts parasitized under normal conditions. The exact factor in this sex determination has not been discovered. It apparently does not inhere in the usually somewhat smaller amount of food, for in some instances the resulting male is fully as large as the normal-sized female" (Timberlake 1913, p. 299). Vielleicht ist dieses höchst auffallende und sehr interessante Verhalten so zu erklären, daß unter den Bedingungen des Hyperparasitismus in den Eiern des *Coccophagus*, die ja vermutlich diploid sind, die Reduktionsteilung ausgelöst wird, so daß haploide Eier entstehen, aus denen sich Männchen entwickeln, während diploide Eier Weibchen ergeben. Da der Parasit weit verbreitet ist, so ist wohl zu hoffen, daß die Nachprüfung des wichtichen Befundes von Timberlake in Verbindung mit cytologischer Untersuchung bald erfolgen wird. Im Hinblick auf die Wichtigkeit, die die erwähnte Tatsache für die Theorie der Geschlechtsbestimmung hat, wäre das recht erwünscht.

Copidosoma buyssoni Mayr (Chalcididae), Parasit im Ei des Schmetterlings *Coleophora joannis*, der Gallen an *Atriplex halimus* erzeugt. Nach Silvestri (1911, p. 52) entwickeln sich auch unbefruchtete Eier, und zwar wahrscheinlich zu Männchen.

Copidosoma truncatellum Dalm. Mayr (1875, S. 740) erwähnt, daß er unter der „enormen Menge“ von ihm untersuchter Exemplare kein einziges Männchen fand.

Dyspetes praerogator L. (Ichneumonidae). Die Weibchen besitzen kein Receptaculum seminis, weswegen Pampel (1914, S. 354) Parthenogenesis vermutet. Das Männchen ist bekannt.

Encarsia partenopea Masi (Chalcididae). Silvestri (1915, p. 72) vermutet Arrhenotokie.

Encyrtus aphidiivorus Mayr (Chalcididae), Parasit von *Aphidius* und *Allotria*, die ihrerseits Parasiten von Aphiden sind. Unbefruchtete Eier ergeben nach Silvestri (1908 c, p. 70) Männchen, befruchtete Weibchen. In beiderlei Arten von Eiern werden beide Polkörperchen gebildet.

Entedon xanthopus Ratz. (Chalcididae) ist arrhenotok parthenogenetisch nach Vassiliew (1907, S. 386).

Eumicrosoma benefica Gahan (Proctotrupidae). Die Art ist bisexuell, etwa 70—75 % aller Individuen sind Weibchen. Unbefruchtete Eier können sich entwickeln (McColloch and Yuasa 1914, p. 223; 1915, p. 256), „but many of the offspring failed to develop. Fifteen trials were made with unfertilized females, and in four cases no oviposition was noticed. Of the 120 eggs parasitized by unfertilized females 50 failed to reach maturity. Seventy parasites were bred out and 66 of them were males.“ Später geben die Verfasser an, von insgesamt 207 parthenogenetisch erzogenen Parasiten 206 Männchen und 1 Weibchen erhalten zu haben.

Eupelmus allynii French (Chalcididae). Es findet normal Begattung statt, aber nach Packard (1916, p. 372) fand McConnell, daß auch parthenogenetische Entwicklung möglich ist. Das Geschlecht der so erzeugten Nachkommenschaft wurde noch nicht festgestellt.

Gonatopus. Von dieser Proctotrupidengattung berichtet Perkins (1907, p. 13): „In field collecting few males of *Gonatopus* are ever met with. In Mr. Koebele's collection from Arizona there are few or no captured males, though he bred a number of examples of some species. Further in some, and probably in many species, males are very difficult to obtain even by breeding; perhaps in some this sex does not exist. For economic purposes, we have bred brood after brood of a Vitian *Haplogonatopus* and have distributed the females in numbers to many plantations to help in controlling the sugar cane leaf-hopper, but in all this time only two or three males have ever been bred. In many species, when bred, the males appear to be of such weak and delicate constitution, that one doubts whether, except under particularly favorable circumstances, they can take any part in the propagation of their species.“ Nach diesen Angaben sind offenbar eine ganze Anzahl von *Gonatopus*- und *Haplogonatopus*-Arten im Begriff, zu thelytoker Parthenogenesis überzugehen. Bei einigen mag sie schon voll erreicht sein, bei anderen kommt es noch gelegentlich zur Entstehung vereinzelter Männchen, wie sich das ja auch anderwärts manchmal findet.

Habrocytus medicaginis Gahan (Chalcididae). Nach Urbahns (1916, p. 152) kommen an manchen Orten gar keine Männchen von diesem Parasiten vor, während das Weibchen sehr häufig ist; an anderen Stellen wurden einige Männchen gefunden. Bei Zuchtversuchen ergaben sich auf 270 Weibchen nur 9 Männchen. Bei *Habrocytus piercei* Gahan erhielten Pierce, Cushman, Hood und Hunter (1912) in ihren Zuchtversuchen ausschließlich Weibchen. Sichergestellt ist aber bei beiden Arten durch diese Befunde die thelytoke Parthenogenesis noch nicht.

Hadrobracon brevicornis Wesmael (Braconidae) ist nach den Versuchen von Whiting (1918, p. 256) arrhenotok parthenogenetisch.

Hemiteles fulvipes Grav. (Ichneumonidae) ist arrhenotok parthenogenetisch nach Martelli (1907, S. 217). Nach Whiting (1918, p. 256) soll bei *Hemiteles* auch Amphoterotokie vorkommen.

Isosoma. Nach älteren Angaben (vgl. Howard 1891, p. 587) sollte bei *Isosoma* (Chalcididae) Heterogonie bestehen in dem Sinne, „that *Isosoma tritici* Fitch and *Isosoma grande* Riley are dimorphic forms of the same species and that they regularly alternate, *Isosoma tritici* being the hibernating sexed generation and *Isosoma grande* the agamic summer generation". Spätere Untersuchungen haben das nicht bestätigt. Vassiliew (1907, S. 386, Anm. 2) bezweifelt überhaupt das Vorkommen von Parthenogenesis bei *Isosoma.* Indessen ergaben die Zuchten von Webster (1903) bei *Isosoma grande* immer nur Weibchen und nur einmal drei Männchen. Und über *Isosoma tritici* berichtet Webster (1908, p. 2): „While there are both males and females among these insects, Mr. Phillips of this Bureau has, during two successive years, found that unfertilized females will deposit eggs and that these eggs will hatch out larvae which develop to adult insects. It is probable, however, that these adults will be found to be largely or all males." Bei *Isosoma graminicola* Giraud sind die Weibchen häufiger als die Männchen, „doch haben wir keine Gelegenheit gehabt nachzuforschen, ob die Nachkommenschaft von unbefruchteten Weibchen Gallen formen kann" (Docters van Leeuwen-Reynvaan 1907, S. 75). Danach scheinen sich die Eier unbegatteter Weibchen wenigstens zu entwickeln.

Limnerium validum Crèsson (Ichneumonidae). Männchen sind bei dieser Art vorhanden, sie kümmern sich aber nach Timberlake (1912, p. 73) gar nicht um die Weibchen und kopulieren nicht mit ihnen. Man könnte daraus auf das Vorhandensein von Parthenogenesis schließen, wenn nicht aus Gründen, auf die ich später eingehen werde, solchen Vermutungen gegenüber gerade bei den Ichneumoniden größte Vorsicht am Platze wäre.

Litomastix truncatellus Dalm. (Chalcididae). Diese in den Eiern von *Plusia gamma* L. schmarotzende Wespe ist nach den Zuchtversuchen von Silvestri (1907, p. 52; 1911, p. 301) arrhenotok parthenogenetisch.

Befruchtete wie unbefruchtete Eier bilden je zwei Polkörperchen, die Reifung ist bei allen Eiern identisch.

Lysiphlebus tritici Ashm. (Braconidae). (= *Aphidius testaceipes* Cress. nach Webster und Phillips 1912, p. 104). Bei diesem weitverbreiteten Parasiten von *Toxoptera graminum* und anderen Aphiden stellte zuerst Phillips (1908, p. 13) arrhenotoke Parthenogenesis fest. Er ließ ein Weibchen, nachdem es unbegattet Eier abgelegt hatte, von einem Männchen begatten; es legte dann befruchtete Eier ab, aus denen 4 Männchen und 22 Weibchen entstanden. Die 4 Männchen sind wohl auf unbefruchtet gebliebene Eier zurückzuführen. Fast gleichzeitig stellten Kelly und Urbahns (1908) mit demselben Braconiden Versuche an; von 100 isolierten unbegatteten Weibchen lieferten 48 Nachkommenschaft. In 44 Fällen war diese rein männlich; in einem Fall war es nicht ganz sicher, ob das Weibchen befruchtet war oder nicht; in den drei übrigen Fällen ergaben sich jeweils: 70 Männchen und 3 Weibchen, 101 Männchen und 6 Weibchen, 67 Männchen und 1 Weibchen. Die so erhaltenen parthenogenetischen Weibchen wurden in einem Falle nicht weiter zur Zucht verwendet; im zweiten Falle ergaben sie in der 2. Generation ausschließlich Männchen; im dritten neben Männchen noch 2 Weibchen, deren parthenogenetisch erzeugte Nachkommenschaft rein männlich war. Die erst amphoterotoke Parthenogenesis ging also nach einigen Generationen in rein arrhenotoke über. Dasselbe fand auch Hunter (1910, p. 476). Er gibt zunächst (1909) an, daß das Geschlechtsverhältnis von *Lysiphlebus tritici* in der Natur 34 Männchen zu 65 Weibchen sei, aber stark schwanke (zwischen 5 und 35 %). Von 21 isolierten jungfräulichen Weibchen lieferten 14 nur Männchen, die anderen 7 neben 139 Männchen insgesamt 13 Weibchen. „In an extensive series of subsequent experiments no females have appeared." Bemerkenswert ist, daß von den parthenogenetisch entstandenen Männchen einige (5 von 339) 16gliedrige Antennen hatten, während die Gliederzahl bei Männchen, die von begatteten Weibchen abstammen, zwischen 14 und 15 schwankt (vgl. auch Webster und Phillips 1912, p. 114, und oben S. 93 unter *Aphidius* sp.).

Melittobia acasta Walk. (Chalcididae), Parasit von Tachiniden und Vespiden. Howard und Fiske (1911, p. 211) berichten über einen von Smith angestellten Parthenogenesisversuch mit dieser Art, dessen Ergebnisse, wie sie sagen, „were and remain unique in the annals of the laboratory. As in every other instance in which an attempt has been made to secure parthenogenetic reproduction with the hymenopterous parasites, it was successful, but in this case to a limited degree only, in that the females positively refused to deposit more eggs than they would normally have produced males had they been properly fertilized. Instead of depositing sufficient to provide for the complete consumption of the host, only four or five would be deposited at a time, and not withstanding that after the depositing of what probably amounted to barely 5 per cent

of those which filled their abdomens fairly to bursting, they ceased, and nothing short of impregnation served to arouse their maternal instincts again. As virgins they displayed a longevity lacking in the case of fertilized individuals, and in those instances in which they were properly cared for easily outlived the time necessary for their scanty progeny to complete its transformation. This progeny, as was expected, was exclusively of the male sex, which, when afforded opportunity, promptly united with their virgin mothers, who thereupon displayed the normal desire to deposit their eggs. As in the instance of *Schedius*, the fruit of such unnatural union consisted of both sexes.“ An der Richtigkeit dieses in der Tat sehr auffallenden Befundes ist kaum zu zweifeln, da auch Malyshev (1911, S. 58) dieselbe Beobachtung gemacht hat. Er untersuchte den Parasitismus der *Melittobia acasta* in *Odynerus*-Arten und fand, daß unbefruchtete Weibchen nur 4—6 Eier ablegen, aus denen Männchen hervorgehen. Diese befruchten ihre Mütter, worauf die gewöhnliche Eiablage beginnt, bei der etwa 10% Männchen entstehen.

Das Auffallende dieses Befundes liegt darin, daß die Eiablage so beschränkt ist, während sie sonst bei unbegatteten Weibchen geradeso reichlich erfolgt wie bei begatteten. Wenn Howard und Fiske (1911, p. 212) meinen, das sei „a strong argument in favor of the sex of the egg, in this particular species, having been determined before fertilization took place, a characteristic which is certainly not possessed by the majority of the parasites studied“, so kann man dem nicht ohne weiteres beistimmen. Denn es kann sehr wohl auch bei *Melittobia* so sein, daß nur einerlei Art von Eiern gebildet wird, haploide männchenliefernde, die, durch die Befruchtung diploid geworden, Weibchen liefern. Der Unterschied anderen Arten gegenüber wäre nur der, daß bei *Melittobia* die Eiablage von der Begattung abhängig ist in dem Sinne, daß nur einige wenige Eier ohne Begattung abgelegt werden können. Das ließe sich vielleicht dadurch entscheiden, daß die Eier aus einem unbegatteten Weibchen befreit und künstlich zur Entwicklung gebracht würden, ein Versuch, der freilich nicht so leicht anzustellen wäre. Möglicherweise könnte aber wohl auch die cytologische Untersuchung des sehr interessanten Falles Aufklärung bringen.

Melittobia hawaiiensis Perkins (Chalcididae). Unter 1878 Stück fand Swezey (1909) nur 55 Männchen; er vermutete Parthenogenesis. Später (Swezey 1913) wies er dann arrhenotoke Parthenogenesis nach, wobei aber immer nur wenig Eier in Entwicklung treten. Die wenigen Männchen müssen also zur Befruchtung der Weibchen genügen.

Micromelus subapterus Riley (Chalcididae). Normalerweise findet Begattung statt, aber Parthenogenesis ist möglich; sie ergibt nach Packard und McConnell stets Männchen (Packard 1916, p. 380).

Microterys flavus Howard (Chalcididae). Dieser Schildlausparasit „like all other Encyrtines that we have observed will reproduce freely

by parthenogenesis, and is always arrhenotokous“ (TIMBERLAKE 1913, p. 296).

Ootetrastichus beatus PERKINS (Chalcididae). Das Tier ist in Australien einheimisch und zur Schädlingsbekämpfung nach Hawai eingeführt worden, wo es sehr häufig geworden ist, aber nur in Weibchen vorkommt. Das Männchen ist überhaupt unbekannt. PERKINS (1906, p. 246; 1912, p. 7) hat die thelytoke Parthenogenesis durch Zuchtversuche sichergestellt: „Although *O. beatus* has now been under observation for seven or eight years and has been bred generation after generation for long periods of time, no male has ever been seen, either in these islands, where it is fully established and now very common, or elsewhere.“

Paniscus glaucopterus L. (Ichneumonidae) ist thelytok parthenogenetisch nach v. SIEBOLD (1884, S. 95).

Paniscus testaceus GR. (Ichneumonidae). CHUN (1875, S. 136) vermutet bei dieser Form Parthenogenesis, da die Eier sich schon innerhalb der Eiröhren entwickelten, ohne daß eine Befruchtung möglich wäre. (CHUN berichtet das von *Ophion luteum*; nach seinem Schüler PAMPEL 1914, S. 294, Anm. 1 bezieht es sich aber auf *Paniscus testaceus*). PAMPEL (1914, S. 351) fand bei den Weibchen von *Paniscus testaceus* und *Paniscus gracilipes* THOMS. keine Receptacula seminis und meint, daß daher der Gedanke an Parthenogenesis nahe läge. Männchen sind von beiden Arten bekannt. Es müßte sich also wohl um amphoterotoke Parthenogenesis handeln.

Paracopidosomopsis floridanus ASHMEAD (Chalcididae). Die Art schmarotzt im Ei von *Autographa brassicae* und ist polyembryonisch wie der nahe verwandte *Litomastix truncatellus.* Aus unbefruchteten Eiern entwickeln sich ausschließlich Männchen (PATTERSON 1917a, p. 302); diese sind haploid, und es entstehen bei ihnen aus den ersten Spermatocyten anstatt je vier nur je zwei Spermatozoen (PATTERSON and PORTER 1917, p. 38). Die Weibchen sind diploid, bei der Eibildung findet die Reduktion der Chromosomenzahl von 16 auf 8 statt (PATTERSON 1917b, p. 61).

Paranagrus optabilis PERK. und *Paranagrus perforator* PERK. (Proctotrupidae). Männchen sind sehr selten. „In breeding a species of *Paranagrus* continuously from January to September, a fresh brood appearing every three weeks, it was not until the middle of the latter month that the first males appeared . . . One may in fact regard the species of these two genera [*Anagrus* und *Paranagrus*] as far advanced on the road towards perfect parthenogenesis.“ Der Fall bedarf weiterer Aufklärung. Nach den spärlichen Angaben, die vorliegen, würde es sich erst um thelytoke, später um amphoterotoke Parthenogenesis handeln. Unklar bleibt aber die Rolle der Männchen. Sollte Heterogonie vorliegen?

Pentarthron carpocapsae ASHM. (Chalcididae) ist arrhenotok parthenogenetisch nach VASSILIEW (1907, S. 387), MARCHAL und FEYTAUD (1911, p. 635) und POSPIELOW (1914, S. 57).

Phanurus beneficiens ZEHNTNER (Proctotrupidae). Von diesem in den

Eiern des javanischen Zuckerrohrschädlings *Diatrea striatilis* schmarotzenden Parasiten sind Männchen viel seltener als Weibchen und wenig kopulationssüchtig (van der Goot 1915, S. 131); doch wurde die Kopulation mehrfach beobachtet. Ishida (1915) fand bei Pasoeroean unter im Freien eingesammelten Eiern nach der Aufzucht 3909 Weibchen und 148 Männchen, unter 1813 isoliert im Laboratorium erzogenen Individuen 1734 Weibchen und 148 Männchen, im ersteren Falle also 3,78 %, im letzteren 4,35 % Männchen. Er erwähnt (S. 348), daß auf Formosa *Phanurus* verhältnismäßig mehr Männchen besitzt. van der Goot wies die Parthenogenesis durch Zuchtversuche nach; dabei entstehen entweder nur Weibchen oder Weibchen in sehr viel größerer Anzahl als Männchen. Zweimal lieferten parthenogenetische Zuchten auf je 16 Männchen keine Weibchen. Die Parthenogenesis wurde bis zur vierten Generation durchgeführt, wobei sich mit jeder Generation die Zahl der Männchen verhältnismäßig verringern soll. „Voortgezette parthenogenese levert geleidelijk minder mannetjes en gewoonlijk reeds na 3 of 4 generaties verder uitsluitend wijfjes" (van der Goot 1915, S. 134). Aus den Tabellen geht das freilich nicht sicher hervor. Befruchtete Eier ergeben Männchen und Weibchen in etwa gleicher Anzahl. „De uit bevruchting ontstane wijfjes leveren bij parthenogenetische voortplanting weer eerst *hoofdzakelijk* en bij voortgezette parthenogenese ten slotte weer *uitsluitend* wijfjes" (l. c., S. 134).

Offenbar ist *Phanurus beneficiens* wenigstens in Java im Begriff, von der Bisexualität zur vollen Thelytokie überzugehen, während er anderwärts, z. B. in Formosa, noch bisexuell zu sein scheint.

Pimpla instigator F. (Ichneumonidae). Befruchtete Weibchen legen Eier, aus denen Weibchen entstehen, in große nahrungsreiche Larven, solche, aus denen Männchen entstehen, in kleine Larven (Chewyreuv 1913a). Unbefruchtete Weibchen legen nur Eier, aus denen Männchen hervorgehen, gleichgültig, ob ihnen große oder kleine Larven zur Verfügung gestellt werden. „Plusieurs femelles, après qu'elles ont effectué un certain nombre de pontes, ont été accouplées avec des mâles, qui les fécondaient. Comme le montrent les résultats de nos expériences, ces femelles qui ne donnaient, avant la fécondation, que des mâles, fournissaient, après la fécondation, des mâles et des femelles" (Chewyreuv 1913b, p. 698). Chewyreuv schließt daraus, daß bei der Begattung der Weibchen immer einige Eier unbefruchtet bleiben, und daß aus den befruchteten die Weibchen, aus den unbefruchteten die Männchen sich entwickelten. — Bei manchen *Pimpla*-Arten sind die Männchen sehr selten bei großer Häufigkeit der Weibchen, so z. B. bei *Pimpla terebrans* Ratzb. (Pfeffer 1913, S. 342). Möglicherweise kommt also innerhalb der Gattung neben arrhenotoker Parthenogenesis auch thelytoke vor.

Prospaltella berlesei How. (Chalcididae). Die Art schmarotzt in *Diaspis pentagona* und ist aus Amerika, wo sie einheimisch ist, zur Bekämpfung dieser Schildlaus nach Italien eingeführt worden, wo sie sich

eingebürgert und weit verbreitet hat. Silvestri (1908a; 1915, p. 78ff.) hat ihre Entwicklung untersucht. Die Chromosomenzahl beträgt 10—12, eine Reduktion findet nicht statt, und es wird nur 1 Polkörperchen gebildet, während bei den arrhenotok parthenogenetischen verwandten Formen (*Ageniaspis fuscicollis*, *Litomastix truncatellus*) deren zwei entstehen.

Es waren in Italien nur Weibchen eingeführt worden, das Männchen ist bis heute nicht bekannt (Howard 1912, p. 328). Die thelytoke Parthenogenesis ist auch durch zahlreiche Zuchtversuche sichergestellt. Silvestri (1908a, p. 23) vermutet dauernde Parthenogenesis bei allen Arten der Gattung *Prospaltella*, da „soltanto femmine sono fino ad oggi conosciute delle specie descritte di Prospalta". Aber im gleichen Bande der Zeitschrift, in der seine Arbeit veröffentlicht wurde, beschreibt Masi das Männchen von *Prospaltella conjugata* Masi, die in *Aleurodes brassicae* schmarotzt (Masi 1908, p. 147).

Pteromalus puparum Swed. (Chalcididae). Durch Zuchtversuche hat Adler (1881, p. 241) nachgewiesen, daß unbefruchtete Weibchen entwicklungsfähige Eier ablegen, aus denen vorzugsweise Männchen entstehen; er erhielt insgesamt 306 Männchen und 9 Weibchen. Martelli (1907, p. 209) erhielt aus parthenogenetisch erzogenen Eiern immer nur Männchen, insgesamt 2574 Stück.

Schedius kuvanae How. (Chalcididae). Befruchtete Eier ergeben stets viel mehr Weibchen als Männchen, unbefruchtete fast nur Männchen (Howard und Fiske 1911, p. 179).

Es kann daher nur ein Schreibfehler sein, wenn Howard und Fiske (l. c. p. 183) sagen: „Numerous experiments have demonstrated beyond question that thelyotoky is the rule and that exceptions are rare if they ever occur." Natürlich muß es arrhenotoky heißen. Es gelang, Weibchen, die parthenogenetisch Männchen erzeugt hatten, durch diese ihre eigene Nachkommenschaft befruchten zu lassen dadurch „that the females after they had deposited a few eggs, were rendered dormant by exposure to moderate cold, awaiting the issue of their progeny. The parthenogenetically produced males mated freely with their respective parents, and the subsequent progeny in each of several instances consisted of both sexes. Females thus reared were mated with their brothers (which were at the same time their nephews), reproduced with the ordinary freedom, and their progeny were of both sexes in the usual proportions. Still another generation showed no signs of weakness or any sort of abnormality" (Howard und Fiske 1911, p. 184).

Scutellista cyanea Motsch. (Chalcididae). Männchen und Weibchen sind ungefähr gleich häufig, erstere sogar manchmal in Überzahl vorhanden (Quayle 1910, p. 450), und die Begattung ist von Silvestri und Martelli (1908, p. 333) genau geschildert worden. Unbefruchtete Eier sind aber entwicklungsfähig nach den Feststellungen von Rust (Quayle 1910, p. 450) und Quayle (1911, p. 185); über das Geschlecht der partheno-

genetisch erzeugten Wespen wird nichts mitgeteilt. Wahrscheinlich entstehen nur Männchen.

Sphecophaga vesparum Curt. (Ichneumonidae). Bei seinen Zuchtversuchen erhielt Reichert (1911, S. 182) immer nur Weibchen, er ist überzeugt, „daß bei *Sphecophaga* parthenogenetische Fortpflanzung die Regel ist“. Ein Übersehen der Männchen sei ausgeschlossen, es sei überhaupt nur einmal ein Männchen gefunden worden. Indessen gibt Morley (1900) an, daß Männchen oft erbeutet worden seien. Er vermutet das Bestehen einer Heterogonie ähnlich etwa der von *Halictus.*

Telenomus ashmeadi Morrill (Proctotrupidae) ist wahrscheinlich arrhenotok parthenogenetisch nach Morrill (1907, p. 427). Im Freien gesammelte Eier des Parasiten lieferten insgesamt 190 Imagines, darunter 161 = 85% Weibchen. „In the laboratory, where the chances of the females becoming fertilized were much less than in nature the sex of 106 specimens was determined; of these 11% were females and 89% males.“

Telenomus wassiliewi Mayr ist nach den Zuchtversuchen von Wassiliew (1904, S. 578) arrhenotok-parthenogenetisch. Befruchtete Weibchen liefern eine Nachkommenschaft, die zu etwa $^5/_6$ aus Weibchen, zu $^1/_6$ aus Männchen besteht. Von *Telenomus terebrans* Ratz. erzog Mayr (1879, S. 710) immer nur Weibchen, kein einziges Männchen. „Auch Herr Wachtl erzog nur Weibchen, während Bouché das Männchen gekannt hat.“

Tetrastichus asparagi Crawf. (Chalcididae). Die thelytoke Parthenogenesis dieser Art, deren Männchen unbekannt sind, wurde durch Zuchtversuche von Russell und Johnston (1912, p. 432) sichergestellt. In einer späteren Arbeit berichtet Johnston (1915, p. 308): „Reproduction has been parthenogenetic, so far as has been observed.“ Der in den Eiern von *Crioceris asparagi* L. schmarotzende Parasit ist also dauernd parthenogenetisch. Auch von *Tetrastichus hunteri* erhielten Pierce, Cushman, Hood und Hunter (1912, p. 56) bei ihren Zuchten ausschließlich Weibchen.

Thripoctenus russelli Crawf. (Chalcididae). Das Männchen dieses in verschiedenen *Thrips* schmarotzenden Parasiten, der zuerst von Russell in Nordamerika gefunden wurde, ist nicht bekannt. Auch in England fand Bagnall (1913, p. 531) ausschließlich Weibchen. Daß unbegattete Weibchen entwicklungsfähige Eier legen, aus denen sich immer wieder nur Weibchen entwickeln, wurde in mehrjährigen Zuchtversuchen von Russell (1911, p. 237; 1912, p. 35) bewiesen.

Trichogramma australicum Girault (Chalcididae) ist nach den Zuchtversuchen van der Goots (1915, S. 139) arrhenotok parthenogenetisch. In der Natur kommt nach van der Goot diese Parthenogenesis kaum vor, da die Männchen einen stark entwickelten Begattungstrieb haben und sich mit mehr als einem Weibchen paaren können. Aus befruchteten Eiern erhielt er im Laboratorium 177 Weibchen und 57 Männchen, also ein Verhältnis von 3,77:1. Im Freien gefangene Tiere ergaben auf 527 Weibchen 142 Männchen, also ein Verhältnis von 3,71:1. In einzelnen Fällen war die Zahl der Weibchen verhältnismäßig größer, bis zu 10:1.

Trichogramma minutum Riley (Chalcididae). Dieser im fertigen Imago-Zustand noch nicht ½ mm große Parasit ist in Europa und Nordamerika weit verbreitet. Howard und Fiske (1911, p. 257) fanden, daß die amerikanischen *Trichogramma* bei Parthenogenesis ausschließlich Männchen ergeben. Das gleiche gilt für eine europäische, nach Amerika eingeführte Rasse. Dagegen brachte eine andere europäische, aus Krain stammende Rasse eine „progeny either of both sexes or else exclusively female. . . 13 generations were reared in the laboratory, all but the first three being parthenogenetic. Males were secured at one time, and for a limited number of generations, but soon disappeared, even from the progeny of mated females" (l. c., p. 258). Howard und Fiske halten die arrhenotok und die thelytok parthenogenetischen Formen des *Trichogramma minutum* für zwei verschiedene biologische Arten, was Girault (1911, p. 163) nicht für berechtigt hält. Übrigens ist die arrhenotok-parthenogenetische europäische Form, mit der Howard und Fiske experimentiert haben, nach Girault, dem Monographen und wohl besten Kenner der Trichogrammatiden, gar nicht eine Form von *Trichogramma minutum*, sondern eine besondere Art, *Trichogramma euproctidis* Gir. (Girault 1911, p. 165). Es bliebe aber, wenn die Ergebnisse der amerikanischen Forscher sich bestätigen, die auffallende Tatsache bestehen, daß innerhalb der Art *Trichogramma minutum* eine in Nordamerika einheimische arrhenotok parthenogenetische und eine in Europa einheimische thelytok oder amphoterotok parthenogenetische Form vorhanden ist. Übrigens führt Fiske später (bei Holloway 1913, p. 341) an: „*Trichogramma minutum* Riley breeds parthenogenetically for long generations, if necessary", also thelytok. In der Natur finden sich nach Girault (1907) Männchen und Weibchen von *Trichogramma minutum* ungefähr gleich häufig, wenigstens in Amerika. In Britisch-Guyana ist das Verhältnis nach Bodkins (1913) etwa 10 Weibchen auf 1 Männchen. — Da der Parasit so weit verbreitet und offenbar leicht zu züchten ist, so ist zu hoffen, daß seine interessanten Fortpflanzungsverhältnisse noch genauer untersucht werden.

Tropidopria conica Fabr. (Proctotrupidae) ist nach Sanders (1911, p. 50) arrhenotok parthenogenetisch. —

Danach sind also folgende Arten mit genügender Sicherheit als thelytok parthenogenetisch festgestellt:

Anagrus columbi
„ frequens
Aphelinus diaspidis
Aspidiotiphagus citrinus
Coccophagus lecanii (als primärer Parasit)
Gonatopus spec.
Haplogonatopus spec.
Ootetrastichus beatus
Paranagrus spec.
Phanurus beneficiens
Prospaltella berlesei
Tetrastichus asparagi
Thripoctenus russelli
Trichogramma minutum (von Krain)
Habrocytus medicaginis
„ piercei
Isosoma grande
Sphecophaga vesparum.

Bei den vier letztgenannten Arten ist Bestätigung erwünscht.

Dabei ist besonders bemerkenswert, daß bei den Arten von *Gonatopus* und *Haplogonatopus* sowie bei *Phanurus beneficiens* und wohl auch bei *Trichogramma minutum* keine ganz reine Thelytokie vorliegt; vielmehr entstehen gelegentlich einige Männchen. Dem entspricht es, daß unter den arrhenotok parthenogenetischen Arten bei *Eumicrosoma benefica*, *Lysiphlebus tritici* und *Pteromalus puparum* neben zahlreichen Männchen vereinzelte Weibchen auftreten, und daß bei *Aphidius* sp. die erst amphoterotoke Parthenogenesis, die schon in der ersten Generation stark zur Arrhenotokie neigt, nach wenigen weiteren Generationen ganz in diese übergeht. —

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß von den vielen Tausenden von Arten, die zu den Ichneumoniden im weitesten Sinne gehören, noch zahlreiche andere parthenogenetisch sind. Insbesondere dürfte Arrhenotokie weit verbreitet sein. Sagen doch z. B. Howard und Fiske, denen wohl die umfangreichsten Erfahrungen und Materialien über die Zucht parasitischer Hymenopteren zur Verfügung stehen, gelegentlich ihrer Versuche mit *Melittobia acasta*: „as in every other instance in which an attempt has been made to secure parthenogenetic reproduction with the hymenopterous parasites, it was successful". Man kann vermuten, daß sich in den Zuchtprotokollen der amerikanischen Institute, die sich mit der Einfuhr und Aufzucht von parasitischen Insekten befassen, und über deren höchstinteressante Tätigkeit man sich am besten bei Escherich (1913) unterrichten kann, noch manche unveröffentlichte wichtige Beobachtung über Parthenogenesis bei Ichneumoniden verzeichnet findet.

Allerdings ist bei der Feststellung der Befähigung zur Parthenogenesis, besonders wenn es sich um Thelytokie handelt, bei den Ichneumoniden größte Vorsicht erforderlich, und zwar vor allem deswegen, weil die Kopulation leicht übersehen werden kann. Es gibt nämlich Arten, bei denen die Kopulation noch im Wirte vor dem Ausschlüpfen der Wespen vor sich geht. So sind z. B. die Männchen bei der merkwürdigen Wasser-Hymenoptere *Prestwichia aquatica* Lubb. sehr selten (Ussing 1910, S. 120); sie sind aber doch wie es scheint in jedem parasitierten Ei vorhanden, das sie erst nach den Weibchen verlassen. Wie Enock (1898) feststellte, findet aber die Kopula noch im Ei des Wirtes (*Dytiscus marginalis* und *Notonecta*) statt, so daß die Weibchen schon im begatteten Zustande schlüpfen. Gleiches gilt von *Monodontomerus aereus* Walk., deren Weibchen „are sometimes, perhaps habitually, fertilized before they actually issue from the pupal shell of the host" (Howard und Fiske 1911, p. 248)[1]).

[1]) Bei *Monodontomerus dentipes* Dalm. fand Rabaud (1910, p. 58) ein anderes, übrigens aber auch sehr merkwürdiges Verhalten. Aus einem Kokon des Wirtes, *Zygaena occitanica* Vill., gingen 9—21 Parasiten hervor. Darunter war stets mindestens 1 Männchen. Meistens waren es 2, einmal 5. Die Männchen schlüpfen

Die Weibchen sind also in diesen Fällen schon begattet, wenn sie schlüpfen, und wenn man sich vorstellt, daß die Männchen gar nicht mehr aus dem Wirtstiere ausschlüpften, sondern innerhalb nach der Kopulation abstürben, so erhielten wir eine scheinbar rein weibliche und scheinbar dauernd thelytok parthenogenetische Art. Jedenfalls mahnen solche Vorkommnisse zu strenger Kritik.

d) Formicidae.

Bei den Ameisen ist Parthenogenesis weit verbreitet, da sehr häufig fertile Arbeiter auftreten (vgl. die Zusammenstellung bei Wheeler 1907, p. 80), deren Eier natürlich unbefruchtet sind. Auch unbefruchtete Königinneneier sind entwicklungsfähig; es ist nicht unmöglich, aber noch durchaus nicht nachgewiesen, daß ähnlich wie bei der Biene regelmäßig aus den unbefruchteten Eiern Männchen, aus den befruchteten Weibchen entstehen (vgl. Escherich 1917, S. 67). „Nur darüber herrschen noch Zweifel, ob aus parthenogenetischen Eiern Männchen und Weibchen hervorgehen können oder ob sie nur Männchen liefern. Letztere Ansicht wird von Forel, Lubbock, Wasmann und Viehmeyer vertreten. Demgegenüber haben Reichenbach und Wheeler über Versuche berichtet, welche die erstere Ansicht stützen sollen. Nun hat aber v. Buttel-Reepen gegen diese Versuche Bedenken erhoben, und wie er brieflich mitzuteilen die Freundlichkeit hatte, hält er diese Bedenken auf Grund eigner, noch nicht veröffentlichter Beobachtungen durchaus aufrecht. Außerdem zeigte auch neuerdings Miss Fielde durch ihre mit allen Vorsichtsmaßregeln angestellten Versuche wieder, daß die parthenogenetischen Eier von Königinnen und Arbeiterinnen stets nur Männchen ergeben. Bis durch ebenso exakte Experimente das Gegenteil erwiesen ist, dürfen wir es wohl nun als erwiesene Tatsache ansehen, daß unbefruchtete Eier sich zu Männchen entwickeln" (Schleip 1908, S. 653; vgl. auch Nachtsheim 1913, S. 221ff.).

---

zuerst und warten am Ausflugloch auf die Weibchen, die sie sofort begatten. Ein Männchen kann mehrere Weibchen begatten, so daß auch da, wo nur ein Männchen da war, dieses alle Weibchen aus demselben Kokon begattet. „Il s'ensuit que toutes les femelles d'une lignée sont vraisemblablement fécondées par les mâles de cette lignée." Wie mag es in diesem Falle bewirkt werden, daß unter der wechselnden Zahl von Eiern, die in einen Kokon abgelegt werden, sich stets mindestens eins findet, aus dem ein Männchen hervorgeht? Noch auffälliger ist dieselbe Erscheinung bei *Doryctes gallicus* Rheinhard, einer in den Larven des Bockkäfers *Callidium sanguineum* L. schmarotzenden Braconide. Hier befindet sich nach Seurat (1898, p. 293) in jeder Gruppe von *Doryctes*-Individuen, die aus einer Larve von *Callidium* hervorkommt, immer 1 Männchen, und nur eines, neben einer Anzahl von Weibchen, die von 1 (nur einmal beobachtet, Minimalzahl) bis 15 geht. Die Begattung findet bald nach dem Schlüpfen statt, und ein Männchen befruchtet alle mit ihm zusammengebrachten Weibchen (8—15).

Doch hat CRAWLEY (1912, p. 6) für *Lasius niger* erwiesen, daß aus von Arbeitern gelegten Eiern, — die schon deswegen unbefruchtet sein müssen, weil die Arbeiter kein Receptaculum seminis besitzen, — wieder Arbeiter, also weibliche Ameisen werden können. Auch BUTTEL-REEPEN hält daher neuerdings (1915, S. 82) das Bestehen von thelytoker Parthenogenesis zum mindesten bei *Lasius niger* für gesichert.

Allerdings ist nicht anzunehmen, daß hier die thelytoke Parthenogenesis die Regel ist. Die Möglichkeit ist aber nicht von der Hand zu weisen, daß sie zu einer dauernden Einrichtung werden könnte, so daß männerlose Ameisenstämme entstünden.

e) Vespidae.

Bei den Faltenwespen kommt nur arrhenotoke Parthenogenesis vor. Die Eier sowohl der Königinnen als der Arbeiterinnen können sich, wenn sie, was bei letzteren die Regel ist, unbefruchtet abgelegt werden, entwickeln und liefern ohne Ausnahme Männchen. Eine ausführlichere Darstellung der Parthenogenesis der Faltenwespen ist daher an dieser Stelle unnötig, und es mag genügen, auf die klassischen Untersuchungen von v. SIEBOLD (1871, S. 1—105) über *Polistes gallicus* L. und die von MARCHAL (1896) über *Vespa germanica* F. und andere *Vespa*-Arten hinzuweisen.

f) Apidae.

Für die Bienen ist arrhenotoke Parthenogenesis (*Apis*, *Osmia*, *Xylocapa* u. a.[1])) und amphoterotoke Parthenogenesis (*Halictus*, *Sphecodes*) nachgewiesen, letztere in heterogonischem Wechsel mit Bisexualität. Ich verweise auf die zusammenfassenden Darstellungen von v. DALLA TORRE (1910), v. BUTTEL-REEPEN (1915, S. 35—45), NACHTSHEIM (1913) und ARMBRUSTER (1913, 1916) und beschränke mich hier auf eine kurze Prüfung der Frage, ob auch thelytoke Parthenogenesis vorkommt. Auch auf die immer wieder auftauchenden Versuche, die Richtigkeit der DZIERZONschen Auffassung von der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene zu bezweifeln, brauche ich nicht einzugehen; es scheint mir, als ob diese Theorie, von der noch 1884 FABRE (1884, p. 53) die geschmacklose Äußerung wagen konnte, „venant de l'Allemagne cette théorie ne peut que m'inspirer profonde méfiance", so wohl begründet dasteht, wie wenig andere Theorien der gesamten Biologie.

Die Möglichkeit, daß bei den Bienen thelytoke Parthenogenesis vorkommen könnte, wird allgemein von den ausschlaggebenden Forschern bestritten. Als Beweis sei nur die Äußerung von ARMBRUSTER, NACHTSHEIM und ROEMER (1917, S. 287) angeführt: „Für Vespiden und Apiden kann als sicher gelten, daß aus unbefruchteten Eiern keine Weibchen

[1]) Über die Hummeln vgl. ARMBRUSTER (1914, S. 691—694).

hervorgehen, für *Apis mellifica* auch, daß Arbeiterinnen nur unbefruchtete Eier ablegen. Die Möglichkeit der Entstehung von Männchen aus befruchteten Eiern bei *Apis mellifica* ist zwar zuzugeben, aber auf Grund unserer heutigen Kenntnisse sind wir berechtigt zu sagen, daß eine solche Entstehung sicherlich selten ist."

Es liegt aber doch eine Beobachtung vor, die, offenbar wegen des schwer zugänglichen Ortes, wo sie veröffentlicht ist, Armbruster und v. Buttel-Reepen unbekannt geblieben zu sein scheint, und die in sehr bestimmter Weise das Vorkommen von thelytoker Parthenogenesis bei der Honigbiene behauptet. Onions (1912) gibt an, daß bei der Kapbiene unbefruchtete Arbeiterbienen Eier legen, aus denen sich wieder Arbeiter und nur ganz ausnahmsweise auch Drohnen entwickeln. Seine Angaben wurden sofort von van Warmelo (1912) in Zweifel gezogen, der die Vermutung aussprach, daß die betreffenden Arbeiterinnen durch eine Drohne befruchtet worden waren. Aber Onions (1914) hält seine Behauptung diesem Einwand gegenüber voll aufrecht und stützt sie durch eine neue Beobachtung. Er hatte seinen Wohnsitz vom Kapland nach Rhodesien verlegt und einen Stock von Kapbienen mitgenommen. Die rhodesischen Bienen, die einer anderen Rasse als die Kapbienen angehören, verhalten sich hinsichtlich der Parthenogenesis wie die europäische Honigbiene, d. h. aus unbefruchteten Eiern entstehen nur Männchen. Die Arbeiterinnen der nach Rhodesien versetzten Kapbienen lieferten aber auch an ihrem neuen Wohnort aus unbefruchteten Eiern ausschließlich reine Kaparbeiterinnen, obwohl Drohnen der reinen italienischen und der rhodesischen Biene da waren, solche der Kapbiene aber im ganzen Lande fehlten. Übrigens gibt Onions (1914, p. 45) an, daß die Arbeiterinnen der Kapbiene ein wohlentwickeltes Receptaculum seminis besitzen, das der europäischen und der rhodesischen Arbeiterbiene fehle. Aber es fand sich niemals Sperma in diesem Receptaculum.

Ohne Zweifel bedürfen diese Beobachtungen der Bestätigung und weiterer Untersuchung. Vor allem muß festgestellt werden, wie die Drohnen, die ja auch bei der Kapbiene nicht fehlen, entstehen. Wenn sie, wie zunächst anzunehmen wäre, aus unbefruchteten Königinneneiern entstünden, so bestünde ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen und den Arbeiterinneneiern. Vielleicht beruht er darin, daß bei der Ausbildung der Arbeiterinneneier keine Reduktion stattfindet[1]), so daß sie diploid sind und eben darum auch Weibchen ergeben müssen. Jedenfalls wäre hier die Möglichkeit gegeben, daß sich drohnenlose Bienenrassen ausbildeten, die sich dauernd thelytok parthenogenetisch vermehrten. Indessen muß ich es natürlich durchaus den Bienenforschern überlassen, die Tragweite der Beobachtungen Onions zu beurteilen.

Vielleicht gibt es aber auch noch andere Tatsachen, die es nicht als

[1]) Vgl. die weiter unten angeführte Beobachtung von Petrunkewitsch.

unmöglich erscheinen lassen, daß wenigstens gelegentlich und unter gewissen Umständen auch bei der europäischen *Apis mellifica* thelytoke Parthenogenesis vorkommen kann. Ich denke da vor allem an eine merkwürdige Erscheinung, über die v. Buttel-Reepen berichtet (1915, S. 42). Es handelt sich darum, „daß, wenn z. B. eine italienische Königin von einer deutschen Drohne befruchtet wird, im ersten Jahre noch zahlreiche Mischlinge erscheinen, im zweiten Jahre fast nur italienische Arbeiter und im dritten Jahre ausschließlich italienische Arbeiter, so daß das Volk als echt italienisches angesprochen werden muß. Dieser von mir beobachtete Fall steht durchaus nicht vereinzelt da.“ v. Buttel-Reepen sucht das zu erklären durch eine Beeinflussung der Spermien im Receptaculum seminis, was aber gewiß äußerst unwahrscheinlich ist und auch von ihm selber mit allem Vorbehalt ausgesprochen wird. Hier wäre nun die Deutung möglich, daß die Königin später unreduzierte Eier ablegte, die nicht befruchtet würden und im Gegensatz zu den haploiden Eiern Weibchen liefern müßten, und zwar natürlich solche mit rein mütterlichen Eigenschaften.

Die cytologische Untersuchung hat für die Bienen festgestellt, daß die Drohnen haploide, die weiblichen Bienen diploide Organismen sind. Bei der Spermatogenese findet keine Reduktion der Chromosomenzahl statt, wohl aber bei der Ovogenese, so daß alle Eier haploid sind. Es müßte also noch besonders darauf geachtet werden, ob, etwa bei alten Königinnen, auch diploide Eier entstehen können. Nach Nachtsheim (1913, S. 194) hat Petrunkewitsch „in einigen Arbeiterinnen-Drohneneiern in der ersten Richtungsspindel die doppelte Chromosomenzahl, nämlich 32 statt 16“ gefunden. Vielleicht ist das ein Hinweis darauf, daß auch bei der Eibildung unter gewissen Umständen die Reduktion der Chromosomenzahl unterbleiben kann, womit die Vorbedingung für die Entstehung von Weibchen aus unbefruchteten Eiern gegeben wäre.

9. Diptera.

Unter der so außerordentlich artenreichen Gruppe der Fliegen ist Parthenogenesis offenbar sehr selten. Der einzige näher bekannte Fall ist die Pädogenesis der Cecidomyiden, bei der larvenbrütige parthenogenetische Generationen heterogonisch mit der bisexuellen Imago-Generation wechseln. Da es sich dabei also um Heterogonie handelt, können wir an dieser Stelle nicht näher darauf eingehen, zumal ein Übergang zur dauernden Parthenogenesis etwa durch dauernde Ausschaltung der bisexuellen Generation hier sehr unwahrscheinlich ist, weil damit der Verzicht auf das Imago-Stadium verbunden wäre.

Bei einigen Chironomiden scheint dagegen wirklich dauernde Parthenogenesis vorzukommen, und es ist nicht ausgeschlossen, daß sie sich aus der Pädogenesis heraus entwickelt hat. Nicht aber in dem Sinne, daß die

pädogenetischen Larvengenerationen allein erhalten geblieben wären, sondern umgekehrt so, daß diese verschwunden sind und die bisexuelle Generation die Befähigung zur Parthenogenesis erworben hat. Ein solcher Zusammenhang wird dadurch nahe gelegt, daß bei *Chironomus grimmi*[1]), dessen Larven pädogenetisch sind, auch die weiblichen Imagines parthenogenetisch sein sollen (vgl. Godlewski 1914, S. 674), und daß bei einigen anderen Chironomiden dauernde Parthenogenesis vorhanden sein soll.

Goetghebeur (1913, p. 233) fand 1912 bei Gent Larven von *Corynoneura celeripes* Winnertz, aus denen sich im Laboratorium nur Weibchen entwickelten. Diese legten parthenogenetische Eier ab, aus denen wieder nur Weibchen kamen. Auch deren Nachkommenschaft, also die 3. Generation, war rein weiblich. Dabei vermehrt sich die Art aber normalerweise sexuell. „S'agit-il d'une variété parthénogénétique de l'espèce, ou, au contraire, la cause de l'anomalie, momentanée, résidérait-elle dans les conditions du milieu, bien difficiles à définir, où j'ai élevé mes échantillons ?" Die andere mir bekannt gewordene Angabe über Parthenogenesis bei Dipteren bezieht sich auf *Metriocnemus abdomino-flavatus* Picado, ebenfalls zu den Chironomiden gehörig. Picado (1913, p. 288) berichtet von dieser Art: „Les mâles sont beaucoup moins abondants que les femelles. Outre les individus de taille normale de l'espèce, on en trouve parfois d'autres qui sont beaucoup plus petits, et donc la coloration jaune est très vive; les dessins du thorax ne sont pas aussi marqués chez eux que chez les individus de taille normale. Ces générations naines proviennent, au moins dans un certain nombre de cas, des femelles non fécondées, qui, maintenues à jeun, pondent dans le même bocal. Là, leurs oeufs se développent parthénogénétiquement."

10. Rhynchota.

Unter den Schnabelkerfen sind es die Phytophthires, die Pflanzenläuse, bei denen Parthenogenesis häufig ist, meist allerdings in heterogonischem Wechsel mit Bisexualität. Doch kommt bei einer ganzen Reihe von Arten, wie wir sehen werden, zweifelsohne auch dauernde Parthenogenesis vor.

a) Aleurodidae.

Nach Morrill (1903) sollen isolierte jungfräuliche Weibchen von *Aleurodes vaporariorum* Westw. Eier ablegen, aus denen Weibchen entstehen. Aber später geben Morrill und Back (1911, p. 57) an, daß *Aleurodes citri* Ril. und *Aleurodes vaporariorum* Westw. arrhenotok parthenogenetisch seien. Aus befruchteten Eiern sollen (l. c., p. 78) stets Weibchen hervorgehen, so daß dieselben Verhältnisse wie bei der Honigbiene vorliegen.

---

[1]) Vielleicht auch bei *Tanytarsus dissimilis* (Johannsen 1914, p. 3).

b) Aphidae.

Aphidinae. Die Blattläuse sind typische Beispiele heterogoner Organismen. Rein bisexuelle Arten sind nicht bekannt, immer wechselt wenigstens eine parthenogenetische Generation mit der geschlechtlichen ab. In den meisten Fällen aber ist die Zahl der parthenogenetischen Generationen innerhalb eines Zyklus größer als 1, es können bis 20 und mehr sein. Der Zyklus kann 1 oder 2 Jahre umfassen und sich auf ein und derselben Wirtspflanze (bei Polyphagie auf mehreren miteinander verwandten Pflanzen) oder in regel- und gesetzmäßigem Wechsel zwischen verschiedenen Wirtspflanzen abspielen. Im letzteren Falle wird die Wirtspflanze der Fundatrix, d. h. der aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Stammmutter der parthenogenetischen Tiere, der Virgines, als Hauptwirt bezeichnet, die Pflanze, auf der die Virgines vorkommen, als Zwischenwirt. Die Bewohner der Zwischenwirtspflanzen erzeugen schließlich die Sexuales, also die bisexuelle Generation, entweder unmittelbar, oder dadurch, daß sie als besonderen morphologischen Typus die Sexuparae liefern, die ihrerseits dann die Sexuales erzeugen[1]). Innerhalb der Virgines können sich auch verschiedene Typen herausbilden, die sich im wesentlichen durch den Besitz oder das Fehlen von Flügeln voneinander unterscheiden. Wo die Heterogonie so verläuft, daß nur eine parthenogenetische Generation mit einer bisexuellen wechselt, ist die Fundatrix selbst unmittelbar sexupar (*Acanthochermes*); wo zwei parthenogenetische Generationen da sind, gehen aus den Eiern der Fundatrix die Sexuparae hervor (*Mindarus abietinus*). Näher auf die zum Teil sehr verwickelten Verhältnisse der Blattlaus-Heterogonie einzugehen, haben wir an dieser Stelle keinen Anlaß. Ich verweise auf die kurze, aber sehr klare Darstellung von Börner bei Reh (1913, S. 654—664).

Für die Frage nach dem Vorkommen und der Entstehung dauernder Parthenogenesis sind nun die Blattläuse insofern ganz besonders wichtig, als bei einigen von ihnen der Übergang von der Heterogonie zur reinen Parthenogenesis schon vollzogen ist, während er bei anderen offensichtlich im Begriff ist, sich zu vollziehen, so daß wir in diesem Falle die Entwicklung der dauernden Parthenogenesis ziemlich genau verfolgen können. Es gibt Blattlaus-Arten, bei denen Sexuales bestimmt nicht vorkommen, ferner solche, bei denen sie zwar noch entstehen, aber nicht mehr am Entwicklungszyklus beteiligt sind, und schließlich solche, bei denen sie zwar noch entstehen können, aber nicht notwendig entstehen müssen.

Die drei Gruppen lassen sich nicht immer scharf voneinander trennen, da bei Angehörigen der ersten Gruppe, wenn ihre biologischen Verhältnisse noch nicht ganz genau bekannt sind, immer die Möglichkeit besteht, daß ihre Sexuales noch gefunden werden können und sie also zur zweiten oder

---

[1]) Dabei ist bemerkenswert, daß ein- und dieselbe Mutter außer Sexuparae oder Sexuales auch noch parthenogenetische Weibchen hervorbringen kann.

dritten Gruppe gehören, oder aber überhaupt typisch heterogon sind. Indessen ist doch eine erhebliche Anzahl von Arten ihren Lebensverhältnissen nach so genau bekannt, daß für sie wenigstens Sicheres ausgesagt werden kann.

Ich stelle zunächst die mir bekannt gewordenen Tatsachen alphabetisch zusammen.

Aphis abietina Walker. Sexuparae und Sexuales dieser nordamerikanischen Art sind niemals gefunden worden, „and I have searched carefully four years" (Theobald 1914, p. 34). Es überwintern ungeflügelte Virgines. Doch spricht van der Goot (1915, S. 184) davon, daß er in Holland Wintereier gefunden habe.

Aphis avenae Fabr. Wie Mordwilko (1907, S. 537) nachwies, hat die Art Wirtswechsel zwischen *Prunus padus* (und anderen baumförmigen Rosaceen; vgl. dazu Börner 1916, S. 40) als Hauptwirt und verschiedenen Gräsern als Zwischenwirt. In unserem Klima wird dieser Wirtswechsel und damit die Heterogonie regelmäßig beibehalten; in Ländern aber, wo das ganze Jahr hindurch Gräser in vegetationsfrischem Zustande vorhanden sind, unterbleibt die Rückwanderung auf den Faulbaum, und die Sexuales werden damit ausgeschaltet. So in den südlicheren Teilen von Nordamerika, wohin die Laus gegen 1850 verschleppt worden ist. „In the latitude of La Fayette, Ind., the species commonly winters as viviparous females on grains and grasses or in the egg stage on apple. Farther north, and especially in extremely cold winters, this species is probably unable to winter in any but the egg stage, while in the southern parts of the United States, when the winters are moderate, the aphides may live over winter as viviparous females only, no egg stage appearing" (Davis 1914, p. 10). Gleiches berichtet Ewing (1916, p. 91) aus Californien: „I have observed this species to pass the entire winter on the Pacific coast in the agamic form, and, as a matter of fact have never observed the sexual form in that region of the country, although it probably exists there to a limited extend." Er erzog im Laboratorium 87 Generationen von *Aphis avenae* nacheinander parthenogenetisch, und das bewirkte keinerlei nachweisbare Schwächung und keinerlei Veränderung der Größe, Färbung und Fruchtbarkeit der Tiere.

Aphis brassicae L. Dies ist eine nicht migrierende an Blättern und Zweigen verschiedener Cruciferen vorkommende Art, die mit Wintereiern überwintert. Auch sie wird aber in wärmeren Ländern unter Ausschaltung der bisexuellen Generation dauernd parthenogenetisch. So im Süden der Vereinigten Staaten (Herrick 1911) und in Indien (Maxwell-Lefroy 1907, p. 241), wo sie in geflügelten und ungeflügelten parthenogenetischen Generationen „throughout the year if food is available" vorkommt.

Aphis cardui L. kann nach Börner (1914a, S. 179) mit parthenogenetischen Weibchen überwintern auf *Senecio*-Arten, so daß bei dauernder

Darreichung von frischen Futterpflanzen unter günstigen Wärmeverhältnissen auch hier wohl dauernde Parthenogenesis möglich ist. Von *Aphis cardui* L. *var.* gibt auch Maxwell-Lefroy (1907, p. 243) an, daß sie in Indien das ganze Jahr hindurch nur in geflügelten und ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen vorkommt.

Aphis gossypii Glov. Sexuales sind bei dieser Art nicht bekannt (Chittenden 1906, p. 3), obwohl ihre Lebensgeschichte sehr genau untersucht ist und sie in so ungeheuer großer Individuenzahl vorkommt, daß sie „is by far the most important and abundant aphis affecting melons and other cucurbits. It is, indeed, a very important pest, and, taken season after season, the worst aphis occurring in this country. The origin of the melon aphis is doubtful, but is probably tropical." Auch in Indien trifft man sie „throughout the year on cotton if available. Winged and wingless viviparous females only known in India" (Maxwell-Lefroy 1907, p. 242). Die Tatsache, daß sich *Aphis gossypii* also nur parthenogenetisch vermehrt, verhindert nicht im geringsten, daß die Art alljährlich als schwerer Schädling auftritt, ein anschaulicher Beweis dafür, daß die dauernde Parthenogenesis gewiß nicht zu Schwächung und Degeneration führen muß. — Übrigens ist *Aphis gossypii* eine unserer häufigsten Gewächshaus-Blattläuse; sie vermag auf den verschiedenartigsten Pflanzen zu gedeihen. Sexuales treten auch hier nicht auf (vgl. van der Goot 1915, S. 198ff.).

Aphis hederae Kalt. Klodnitzki (1912, S. 492) konnte diese Art über 30 Generationen hindurch länger als ein Jahr in ununterbrochener parthenogenetischer Fortpflanzung erhalten. Doch gelang es ihm, das Vorkommen der Sexuales nachzuweisen; er deutet es folgendermaßen (l. c., S. 508): „Von einem parthenogenetischen Hauptstamme lösen sich verschiedene Zweige ab, von denen einige geschlechtliche Tiere liefern, während die anderen parthenogenetisch bleiben und sich später auf dieselbe Weise verzweigen wie die Tiere des Hauptstammes." Es bedarf wohl weiterer Untersuchungen, um genau festzustellen, ob die Sexuales nur innerhalb der Seitenreihen bleiben, oder ob sie in den Hauptstamm eingeschaltet werden, der damit aufhören würde, dauernd parthenogenetisch zu sein. Vermutlich wird aber, da die Wirtspflanze wintergrün ist, in milden Wintern und in wärmeren Gegenden die Laus rein parthenogenetisch sein. van der Goot (1915, S. 203) fand in Holland keine Sexuales, obwohl er die Art bis spät in den Herbst hinein beobachtete.

Aphis maidis Fitch. Die Sexuales dieser im südlichen Teil von Nordamerika verbreiteten Art sind nie gefunden worden (Davis 1909, p. 146; Vickery 1910, p. 113).

Aphis pruni Scop. verhält sich nach Börner (1914, S. 179) wie *Aphis cardui*.

Aphis pseudobrassicae Davis. „The normal form of reproduction of the turnip louse in Texas is asexual throughout the year" (Paddock 1915).

Aphis rumicis L. Die Art migriert an sich zwischen *Evonymus euro-*

paeus oder *Viburnum opulus* als Hauptwirtspflanzen und der Zuckerrübe und zahlreichen anderen krautigen Gewächsen als Zwischenwirtspflanzen. Gaumont (1913) fand, daß in milden Wintern bei Orléans die sexuelle Generation ausgeschaltet wurde, und daß parthenogenetische Weibchen an der Zwischenwirtspflanze überwinterten (vgl. auch van der Goot 1915, S. 224).

Aphis sorghi Theob. vermehrt sich nach Theobald (1904, p. 44) im ägyptischen und nach Vuillet (1914, p. 141) im französischen Sudan ausschließlich durch parthenogenetische Weibchen.

Callipterus trifolii Monell überwintert im Norden der Vereinigten Staaten mit Dauereiern; im Süden fehlen die Sexuales und ist dauernd parthenogenetische Vermehrung eingetreten (Davis 1914).

Cerataphis lataniae Boisd. ist eine tropische Art, die in unseren warmen Gewächshäusern nicht selten an den Blättern verschiedener *Vanda*-Arten vorkommt und sich hier nach van der Goot (1915, S. 437) „in einer ununterbrochenen Reihe ungeflügelter Generationen fortzupflanzen scheint".

Hamamelistes betulinus Horvath. Die amerikanische Birkenlaus, *Hamamelistes spinosus* Shimer wandert zwischen *Hamamelis* und *Betula*, auf *Hamamelis* leben die Gallenläuse und die Sexuales, auf *Betula* die Virginogenien und Sexuparae (Abbildungen und genauere Schilderung bei Morgan 1909, S. 389ff.). Die Formen der europäischen Art, *Hamamelistes betulinus* Horv., entsprechen gestaltlich in jeder Hinsicht den Birkengenerationen der amerikanischen Art, die „Sexuparae" gebären aber keine Sexuales, sondern besondere, eigenartig gebaute, schildlausähnliche Winterläuse, mit denen die Art überwintert. „Anscheinend bringt also *Hamamelistes betulinus* in Europa infolge Fehlens des Zaubernußstrauches seine Generationen der Sexuparen, Sexuales, Fundatrix und Fundatrigenien normalerweise nicht mehr zur Entwicklung" (Börner 1914b, S. 25). Die Fähigkeit dazu scheint ganz verloren gegangen zu sein, da es Börner nicht gelang, die Fliegen auf *Hamamelis* anzusiedeln (vgl. auch Börner 1914a, S. 175f.).

Hyalopterus trirhodus Walk. wandert zwischen *Aquilegia* und *Rosa*. Börner (1914a, S. 178) konnte parthenogenetische Weibchen, die er im November auf Akelei gesammelt und ins Gewächshaus gebracht hatte, hier in dauernder parthenogenetischer Vermehrung erhalten, ohne daß Sexuparae und Sexuales entstanden. „Demnach ist kaum daran zu zweifeln, daß *Hyalopterus trirhodus* als Virginogenia auf Akelei überwintern kann; in Übereinstimmung damit habe ich im Frühling 1913 schon sehr frühzeitig (Anfang Mai) und in der ganzen Umgebung von Metz flügellose Individuen dieser Art auf Akelei, aber keine einzige Kolonie auf Rosen angetroffen" (Börner l. c.).

Macrosiphum granarium Kirby ist offenbar überall da, wo es die Futter- und Witterungsverhältnisse gestatten, dauernd parthenogenetisch. „Viviparous females have been carried through the winter out of

doors in breeding cages at La Fayette, Ind. and at Charlottesville, Va., and have been found on the small grains throughout the fall, in the winter, and again in the early spring, so they doubtless pass the winter both in the egg and as viviparous females in the Northern States. It is doubtful whether eggs and stem mothers normally occur much south of latitude 35⁰ unless it is in higher altitudes" (PHILLIPS 1916, p. 470). Vielleicht findet auch bei uns eine Überwinterung auf Wintergetreide statt (vgl. VAN DER GOOT 1915, S. 69).

Macrosiphum pisi KALT. verhält sich genau so wie *Macrosiphum granarium*. „In the latitude of La Fayette, Ind., the species winters both as living viviparous female, usually wingless, and as egg. Farther north it may winter exclusively in the egg stage, although our observations are not complete on this point, while farther south, in the latitude of Tennessee, the sexual forms, which lay the overwintering eggs, are rare, the insect ordinarily passing the winter as living plant-lice, both wingless and winged forms being able to withstand the lower temperatures in that latitude. Still farther south we know only the viviparous females and our observations lead us to believe that the species may reproduce viviparously indefinitely in localities where the winters are quite mild" (DAVIS 1915, p. 26). Auch von Virginien berichtet SMITH (1915), daß *Macrosiphum pisi* mit viviparen Weibchen überwintert.

Macrosiphum rosae RÉAUM. schließt sich in ihrem Verhalten den beiden anderen *Macrosiphum*-Arten an. „In a climate as mild as that of southern California this insect reproduces continuously throughout the year and undoubtedly is capable of reproducing asexually and viviparously for an extended period. While under observation it has been found giving birth to living young throughout the entire year, and the writer has been unable to find eggs during the same period. It may be that in a climate such as exists in that part of the country, where very cold weather does not occur and where the roses continue to grow all winter, sexual forms and eggs of this species are not produced, at least until parthenogenetic reproduction causes deterioration. In other parts of this country where the winter conditions are more severe the rose aphis passes the winter in the egg stage" (RUSSELL 1914, p. 5). Experimentell ist von der Rosenblattlaus schon von KYBER (1815, S. 12) bewiesen worden, daß sie sich im Zimmer auf Rosen dauernd parthenogenetisch vermehren läßt. KYBER setzte den Versuch durch vier Jahre hindurch fort (vgl. auch MORGAN 1909, S. 371) und angesichts des Verhaltens der Art und ihrer Verwandten in Gegenden mit Treibhausklima ist es nicht nötig, die Exaktheit seiner Versuchsanstellung zu bezweifeln, wie das z. B. SCHLEIP (1912, S. 222) tut. Auch KLODNITZKI (1912, S. 475) erkennt KYBERS Versuche wenigstens für die hellgrüne Varietät von *Macrosiphum rosae* an, meint aber, daß bei dieser „wahrscheinlich die geschlechtlichen Tiere nur im Laufe großer Zeitperioden und in kleiner Zahl vor-

kommen". Börner (1914a, S. 180) konnte sowohl die grüne wie die rötliche Varietät im Gewächshaus auf Rosen und auf *Knautia arvensis* durch parthenogenetische Weibchen überwintern unter Ausschaltung der Sexuales.

Macrosiphum sonchi Kalt. konnte Börner (1914a, S. 180) im Gewächshaus auf *Sonchus* durch Virgines überwintern, während im Freien nur Wintereier dieser Art anzutreffen waren.

Myzus persicae Pass. Auch diese Art ist schon von Kyber (1815) in jahrelang dauernder Parthenogenesis erzogen worden (als *Aphis dianthi*). Sie kommt in Gewächshäusern auf zahlreichen Pflanzen vor, „wo sie sich in einer ununterbrochenen Reihe parthenogenetischer Generationen fortpflanzt" (van der Goot 1915, S. 173). Dem entspricht das Verhalten der Laus in Ländern mit warmem Klima. Während sich in kühleren Gegenden im Herbst die sexuellen Generationen bilden, vermehrt sich *Myzus persicae* z. B. in Südafrika immer nur parthenogenetisch (Moore 1912, p. 420). Männchen wurden dort überhaupt nicht gefunden, scheinbar einige sexuelle Weibchen, die aber zugrunde gingen, ohne Eier abzulegen. Die Migration von Pfirsich zu krautigen Gewächsen (Kohl, Rettich usw.) ist aber beibehalten worden.

Pemphigus betae überwintert nach Doane (1900) mit parthenogenetischen Weibchen; in 5 Jahre lang fortgesetzten Beobachtungen wurden keine Männchen gefunden.

Pemphigus bumeliae Schrank und *Pemphigus nidificus* Löw leben auf der Esche als Hauptwirtspflanze und auf den Wurzeln der Tanne als Zwischenwirtspflanze. Auf dem Zwischenwirt pflanzen sie sich nur parthenogenetisch fort, bis die Sexuparae entstehen, die auf den Hauptwirt zurückwandern und hier die Sexuales erzeugen. Nach den Beobachtungen von Nuesslin (1908 b, S. 841; 1913, S. 65) kann aber die Ausbildung der Sexuparae auch unterbleiben und die Erzeugung parthenogenetischer Weibchen weitergehen, so daß ein rein parthenogenetischer Nebenzyklus von Tannenwurzelläusen vorhanden ist, „der parallel Jahre hindurch neben dem Hauptzyklus, jedoch auch unabhängig für sich, verlaufen kann" (Nuesslin 1913, S. 65). Das entspricht ganz dem später zu besprechenden Verhalten der Chermesinen.

Pemphigus tesselata Fitch. Der Lebenszyklus dieser Art ist von Miss Patch (1912) aufgeklärt worden. Die Laus lebt in Maine auf *Alnus incana*. Weibchen überwintern an der Stammbasis von Erlen und kriechen im Frühjahr auf. Das ergibt die erste flügellose parthenogenetische Generation, der eine zweite gleichgestaltete folgt. Die von dieser stammende dritte Generation besteht zum Teil aus flügellosen Individuen, das sind die überwinternden Weibchen, zum Teil aus geflügelten Sexuparen, die an Ahorn überwandern und dort die fast mikroskopisch kleinen Sexuales absetzen. Das befruchtete Weibchen legt die Wintereier, aus denen im Mai die Stammütter schlüpfen, die von Ahornblättern fressen. Deren Nachkommen sind geflügelt, sie wandern zur Erle zurück und treffen dort

die überwinterten Weibchen. „In order to ascertain whether the advent of the maple migrants are an annual necessity for the development of the species on the alder, a vigorous colony of hibernating nymphs was enclosed on alder in a screen house in the spring of 1909 and protected for two years against migrants from the maple. The colony existed for two years in a healthy condition and, protected as it was from natural enemies, thrived much better than the infested alder. It is of interest to note that both falls in the third generation winged migrants left the housed alder, and not being able to reach the maple, died on the inside of the screen in great numbers. How long this independent apterous viviparous parthenogenetic cycle on the alder could be maintained is not known. The experiment showed that a large colony was in good condition at the close of the second season.“ (l. c., p. 245).

Rhopalosiphum lactucae Kalt. konnte von Börner (1914a, S. 179) unter Ausschaltung der Sexuales durch Virgines im Herbst fortgezüchtet werden.

Schizoneura lanigera Hausm., die Blutlaus, hat in Nordamerika, wo sie einheimisch ist, als Hauptwirt *Ulmus americana.* In Holland verläuft nach van der Goot (1915, S. 493) ihre Biologie wesentlich anders, insofern als die Überwinterung an Apfelbäumen durch parthenogenetische Weibchen erfolgt, so daß die Sexuales ganz ausgeschaltet erscheinen. In Deutschland scheinen die — übrigens sehr kleinen und leicht zu übersehenden — Sexuales aber doch regelmäßig zu entstehen (vgl. v. Baehr 1909, S. 275 und 302).

Tetraneura zeae-maydis Duf. scheint sich nach Beobachtungen von Lichtenstein (1883, p. 1573) und Zuchtversuchen von Horvath (1892, p. 844) ähnlich wie *Pemphigus tesselata* zu verhalten. Die parthenogenetischen Generationen leben auf Gramineenwurzeln, sie liefern im Herbst die geflügelten Sexuparae, die nach der Ulme fliegen und dort in Borkenrisse die Sexuales ablegen. Die genannten Forscher fanden aber, daß nicht alle Individuen der letzten unterirdischen Generation zu Sexuparae werden, sondern daß sie zum Teil auf den Graswurzeln als ungeflügelte parthenogenetische Weibchen bleiben und als solche daselbst überwintern. Sie schlossen daraus auf das Bestehen zweier parallel verlaufender Reihen von Generationen bei *Tetraneura zeae-maydis*, einer ununterbrochenen parthenogenetischen Reihe auf den Wurzeln, und einer Reihe mit Rückwanderung auf die Hauptwirtspflanze.

Toxoptera graminum Rond. gehört zu den Arten, die in warmem Klima rein parthenogenetisch, in kühlerem heterogonisch sind. Für die Vereinigten Staaten geben Webster und Phillips (1912, p. 44) an: „South of about the thirty-fifth parallel, except in high altitudes, it appears that *Toxoptera* breeds continuously throughout the year without the appearance of the true sexes . . . In the Southern States, wherever there is sufficient food, *Toxoptera* apparently breeds viviparously throughout

the year.“ Auch in Südafrika kommen die Sexuales nicht vor; es folgen sich im Sommer mehrere Generationen flügelloser viviparer Weibchen, dann kommen geflügelte ebenfalls parthenogenetische Weibchen, die vom Weizen zu einem anderen Gras überwandern (Moore 1913, p. 485). In kälteren Gegenden ist die parthenogenetische Vermehrung auf die Monate April bis November beschränkt, dann treten die Sexuales auf. Aber „during mild winters the species may breed viviparously throughout the year, as Webster found it breeding in the open bei Lafayette, Ind. throughout January, February, and March 1890, notwithstanding the fact that on January 24 the temperature fell as low as + 3° F.; on February 9 to + 6° F., and on March 6 to + 4° F.“ (Webster und Phillips 1912, p. 49).

Chermesinae. Der Entwicklungsgang der Tannenläuse ist im allgemeinen noch verwickelter als der der meisten Aphidinen. Unter Hinweis auf die große *Chermes*-Monographie von Börner (1908) und die kurzen trefflichen Darstellungen von Nuesslin (1909; 1913, S. 75ff.) soll hier nur das zum Verständnis unserer Darlegungen Erforderliche angeführt werden.

Normalerweise sind die Chermesinen heterogon und wirtswechselnd; die Hauptwirtspflanze ist immer eine *Picea*-Art. Auf ihr erzeugt die Fundatrix eine Galle, in der sich ihre parthenogenetisch entstandenen Nachkommen entwickeln, die Migrantes alatae. Diese fliegen zur Zwischenwirtspflanze, die stets eine Konifere ist (Lärche, Tanne oder Kiefer), und legen auf deren Nadeln parthenogenetisch Eier ab. Aus denen entsteht die dritte Generation, die der Exsulantes, die auf der Zwischenkonifere verbleibt und auf ihr überwintert. Im Frühjahr legen die Exsulantes parthenogenetisch Eier ab, aus denen die Sexuparae sich entwickeln, die zur Fichte zurückfliegen und auf deren Nadeln parthenogenetisch ihre Eier absetzen. Diese liefern schließlich die Sexuales. Das begattete Weibchen legt im Hochsommer ein einziges Ei, aus dem die überwinternde Fundatrix schlüpft. Der Zyklus ist also fünfteilig und braucht 2 Jahre zum vollen Ablauf.

Von diesem verwickelten Kreislauf (dem sog. A-Zyklus) haben sich nun bei verschiedenen Chermesinen vereinfachte rein parthenogenetische Zyklen losgelöst, die entweder so verlaufen, daß die Nachkommen der Fundatrix auf der Hauptwirtspflanze verbleiben, Nonmigrantes alatae sind, und auf ihr Eier ablegen, aus denen unmittelbar wieder Fundatrix-Larven auskriechen (sog. B-Zyklus), — oder aber so, daß die Exsulantes keine zur Hauptwirtspflanze zurückfliegende Sexuparae erzeugen, sondern immer wieder Exsulantes, die auf der Zwischenkonifere verbleiben (sog. C-Zyklus). Der A-Zyklus ist also heterogon und diöcisch, der B-Zyklus ist rein parthenogenetisch und spielt sich nur auf dem *Picea*-Hauptwirt ab, der C-Zyklus ist ebenfalls rein parthenogenetisch und verläuft ausschließlich auf der Zwischenkonifere. Auf die schwierige Frage, ob die B- und

C-Zyklen Parallelreihen bestehender A-Zyklen oder selbständige Arten, deren Sexuales nicht mehr vorhanden sind, darstellen, brauchen wir hier nicht einzugehen; ich verweise auf die eingehenden Erörterungen bei CHOLODKOVSKY (1900; 1908; 1913), BÖRNER (1908, S. 292ff. u. a. a. O.; 1909, S. 52ff.) und NUESSLIN (1909, S. 665; 1910a, S. 28ff.; 1910b, S. 448ff.) Die Verschiedenheit der Auffassungen über Wesen und Bedeutung der parthenogenetischen Zyklen, die sich bei den *Chermes*-Forschern finden, beruht zum Teil wohl darauf, daß das Tatsachenmaterial noch nicht zur endgültigen Entscheidung genügt. Ich stelle die Angaben, soweit sie mir bekannt geworden sind und einigermaßen gesichert erscheinen, kurz zusammen.

Chermes abietis KALTB. Die Art stellt einen B-Zyklus dar, kommt also nur auf der Fichte, *Picea excelsa*, als der Hauptwirtspflanze vor. Sexuales sind nicht bekannt, die Fundatrices gehen also nicht aus befruchteten Eiern hervor, sondern sind unmittelbare Abkömmlinge der Exsulantes. *Chermes abietis* findet sich vor allem in Gegenden, wo reine Fichtenbestände vorhanden sind oder wenigstens die Lärche, der Zwischenwirt der Gattung *Chermes*, fehlt, so z. B. im nördlichen Rußland (CHOLODKOVSKY 1900, S. 265) und in Ostpreußen (DAMPF 1907, S. 352 und 356). Die Lebensgeschichte der Art wurde in der Hauptsache von CHOLODKOVSKY (1894; 1900) aufgeklärt. Sie ist nächstverwandt mit *Chermes viridis* RATZ., die ihrerseits einen vollen A-Zyklus mit der Lärche als Zwischenkonifere durchmacht. Es wird wohl auch nicht bezweifelt, daß *Chermes abietis* aus *Chermes viridis* hervorgegangen ist. Geringe morphologische Unterschiede zwischen beiden Arten sind vorhanden, die Gallen beider an der Fichte sind aber völlig gleich. Wie dem auch sei, ob *Chermes abietis* nur ein Parallelzyklus von *Chermes viridis* ist oder als selbständige, wenn auch von *Chermes viridis* abzuleitende Art zu gelten hat, sicher ist jedenfalls, daß sie sich dauernd rein parthenogenetisch vermehrt, ohne daß etwa als Folge dieser Vermehrungsart irgendein Anzeichen von Schwächung oder Degeneration zu bemerken wäre. — Nach einer neuerlichen Angabe von CHOLODKOVSKY (1913, S. 145) sollen „les espèces *Chermes abietis* et *Chermes viridis*, tout en se ressemblant extérieurement, présenter une différence dans le nombre des chromosomes et dans le mode du processus de réduction qui a lieu au cours de la division du noyau de l'oeuf". Zu genaueren Ergebnissen über diese wichtige Beobachtung ist er leider noch nicht gekommen.

Cholodkovskya viridana CHLD. Diese Laus kommt nur auf der Lärche vor (CHOLODKOVSKY 1900, S. 271; 1902; BÖRNER 1910, S. 25; 1911, S. 36), stellt also einen C-Zyklus dar. Dazu gehörige, natürlich auf der Fichte zu vermutende Sexuales sind noch nicht aufgefunden worden, und es scheint ziemlich sicher zu sein, daß sich *Cholodkovskya viridana* dauernd parthenogenetisch vermehrt. Da BÖRNER (1911, S. 36) angibt, daß „mit den gelblichgrün bis fast strohfarben gefärbten Rindenformen der *Cholodkovskya viridana*

die gelbliche Rasse des *Chermes abietis* identisch sein dürfte, auf die vor Jahren L. Dreyfus aufmerksam gemacht hat", so ist es wohl nicht unmöglich, daß die Art einen C-Zyklus von *Chermes viridis* darstellt, so wie *Chermes abietis* den B-Zyklus von *Chermes viridis* darstellt (vgl. auch Cholodkovsky 1900, S. 272).

Cnaphalodes lapponicus Chld. hat einen einjährigen rein parthenogenetischen Zyklus auf der Fichte (Cholodkovsky 1900, S. 267ff.; 1908, S. 773). Morphologisch unterscheidet sie sich nicht von *Cnaphalodes strobilobius* Kalt., der einen vollständigen A-Zyklus mit der Lärche als Zwischenkonifere besitzt; nur sind die Alatae etwas größer. *Cnaphalodes lapponicus* stellt also einen B-Zyklus dar, bei dem aus den Eiern der Alatae non migrantes unmittelbar die Fundatrix-Larven hervorgehen. Die Art findet sich in nordischen Gegenden, wo Fichtenwälder vorkommen und die Lärche fehlt. Ihre Galle auf der Fichte unterscheidet sich gestaltlich nicht von der *strobilobius*-Galle, reift aber, wenigstens bei der var. *tardus* Dreyf. später als diese.

Dreyfusia nuesslini C. B. kommt auf verschiedenen Tannen-Arten vor, also auf Zwischenkoniferen. Ihre Lebensgeschichte ist durch Nuesslin (1903; 1908a) klargelegt worden. Das Interessanteste darin ist, daß die Sexuparae und die Sexuales wohl noch entstehen, nicht mehr aber die Fundatrices und die Migrantes, und also auch nicht die Galle. Auch die Sexuales entstehen nicht immer, der ganze Zyklus kann vielmehr nur aus zwei Exsulantes-Generationen bestehen, von denen die zweite sich zur überwinternden „Latenzlarve" ausbildet, die sich im Frühjahr zur ersten Exsulans-Generation umbildet. Wenn Sexuparae zur Entwicklung kommen, so wandern sie zur Fichte über und erzeugen hier die Sexuales. Diese sind aber impotent, und es kommt nie zur Begattung und Eiablage. Die Vermutung Börners, daß im Kaukasus die Heterogonie mit *Picea orientalis* als Hauptwirtspflanze noch normal verläuft, ist noch unbewiesen (Nuesslin 1910, S. 68), und für Mitteleuropa ist es jedenfalls sicher, daß *Dreyfusia nuesslini* sich trotz der häufigen Entstehung der Sexuales dauernd nur parthenogenetisch vermehrt.

Dreyfusia piceae Ratz. findet sich ebenfalls auf der Tanne, aber nicht wie *Dreyfusia nuesslini* auf deren Trieben, sondern ausschließlich auf der Rinde. Sie unterscheidet sich von der genannten Art ferner dadurch, daß bei ihr Sexuparae und Sexuales überhaupt nicht mehr gebildet werden. Morphologisch stehen sich beide Arten sehr nahe, doch finden sich gewisse Unterschiede, die die Trennung in zwei Arten rechtfertigen (Nuesslin 1910, S. 69). Auch Marchal (1913) stellte für *Dreyfusia piceae* das völlige Fehlen der sexuellen Generation in Frankreich fest.

Die beiden *Dreyfusia*-Arten müssen demnach aufgefaßt werden als C-Zyklen einer zwischen Fichte und Tanne wandernden Chermesine, die im vollständigen A-Zyklus nicht bekannt ist, und von der auch keine B-Zyklen vorzukommen scheinen. Nuesslin (1910, S. 68) hält es für

„höchst wahrscheinlich, daß sich aus der Tannentriebchermide (*Dreyfusia nuesslini*) mit impotenter Sexualität die „Tannenaltrindenchermide" *Dreyfusia piceae* mit ganz erloschener Sexualität entwickelt hat, und zwar durch, oder auf dem Wege der Parthenogenese". Es wäre wohl aber auch denkbar, daß beide Arten sich unabhängig voneinander von dem A-Zyklus abgespalten haben, und daß *Dreyfusia piceae* mit ihrem weitergehenden Schwunde der Sexualität die phylogenetisch ältere Spezies wäre. Dann wäre von *Dreyfusia nuesslini* zu erwarten, daß sie das bei *Dreyfusia piceae* schon verwirklichte Stadium im Laufe der Zeit noch ganz erreichen wird. Beide Arten würden dann in fortpflanzungsbiologischer Hinsicht einander gleichen, sich aber in ernährungsbiologischer Hinsicht nach wie vor unterscheiden. Bei den — wenn auch geringfügigen — morphologischen Unterschieden zwischen beiden Formen und dem großen Unterschied in ihrer Lebensweise scheint mir diese Auffassung den Vorzug zu verdienen.

Pineus pini L. Die Biologie dieser Art ist noch nicht genügend aufgeklärt (vgl. Nuesslin 1913, S. 85). Nach der Darstellung von Marchal (1913, p. 263) gibt es einen vollständigen A-Zyklus mit *Picea orientalis* als Hauptwirtspflanze und der Kiefer als Zwischenkonifere, daneben aber — und dazu gehören die bei uns vorkommenden Vertreter der Art — einen rein parthenogenetischen C-Zyklus auf der Kiefer. Diese parthenogenetische Form kann gelegentlich auf *Picea excelsa* eine rudimentäre geschlechtliche Generation bilden, der aber Männchen vollständig fehlen. Das ist selbst dann der Fall, wenn ihr *Picea orientalis* zur Verfügung steht. Die Art verhält sich also ähnlich wie *Dreyfusia nuesslini*.

Pineus strobi Htg. verhält sich nach Marchal (1913) ganz ähnlich wie *Pineus pini*. Seine Sexuparae finden in Europa nicht die richtige Fichtenart, *Picea nigra*; die Art erhält sich daher hier in einem C-Zyklus auf der Weymuthskiefer, *Pinus strobus*, unter Ausschaltung der Sexuales und der Gallenläuse rein parthenogenetisch. Dies Verhalten hat sich schon so gefestigt, daß auch wenn *Picea nigra* zur Verfügung steht, sich nur weibliche Sexuales entwickeln, die, wie Marchal (1913, p. 291) ausdrücklich angibt, unfähig zur Parthenogenesis sind. „Dans les deux cas [*Pineus pini* und *Pineus strobi*], l'espèce s'est déshabituée de la gamogénèse, à ce point que, même si on lui rend l'hôte définitif qui devait héberger primitivement sa génération bisexuée, elle ne peut parfaire son cycle évolutif" (Marchal 1913, p. 365).

Phylloxerinae. Die Phylloxerinen sind wie die anderen Aphididae heterogonisch. In manchen Fällen verläuft der Zyklus einfach so, daß die sich aus dem befruchteten Ei entwickelnde Fundatrix auf parthenogenetischem Wege die Sexuparae erzeugt. Diese gleichen sich äußerlich, unterscheiden sich aber voneinander durch Art und Größe der Eier, die sie legen. Die einen legen große, die anderen kleine Eier ab; aus ersteren entstehen

die Weibchen, aus letzteren die Männchen der Sexuales, beide durch parthenogenetische Entwicklung. So ist es z. B. bei *Phylloxera caryaecaulis* (Morgan 1913, p. 178). Bei anderen Arten, darunter vor allem auch der Reblaus, wird der Entwicklungsgang verwickelter dadurch, daß die Zahl der parthenogenetischen Generationen vermehrt wird und morphologische sowie biologische Unterschiede zwischen ihnen auftreten. Wir können uns darauf beschränken, den Zyklus der Reblaus kurz zu betrachten.

Phylloxera vastatrix Planch. Aus dem befruchteten Ei schlüpft die Fundatrix, die sich nur auf den Blättern der amerikanischen Rebe entwickeln kann. Ihre parthenogenetisch entstehenden Nachkommen werden zu Gallenläusen, die auf den Blättern der Rebe Gallen bilden, und zu Wurzelläusen, die an den Wurzeln der Rebe die Nodositäten erzeugen. Beide pflanzen sich viele Generationen hindurch parthenogenetisch fort, wobei die in den Gallen erzeugten Tiere in immer steigender Anzahl auf die Wurzeln hinunterwandern und hier neue Kolonien von Wurzelläusen gründen. Endlich entstehen an den Wurzeln geflügelte Sexuparae, die an die oberirdischen Teile der Rebe männliche und weibliche, parthenogenetisch sich entwickelnde Eier ablegen, aus denen die Sexuales hervorgehen.

So verläuft im typischen Falle die Entwicklung in Amerika und auch anderswo, vorausgesetzt, daß amerikanische Reben vorhanden sind. In Europa, wohin die Reblaus bekanntlich vor etwa 50 Jahren eingeschleppt worden ist, verläuft dort, wo nur *Vitis vinifera* vorhanden ist, der Entwicklungsgang anders, und zwar derart, daß die Sexuales ganz ausgeschaltet werden. Es kann in der Tat nicht bezweifelt werden, daß *Phylloxera vastatrix* sich bei uns ausschließlich parthenogenetisch vermehrt. Das muß schon deswegen so sein, weil, wie vor allem durch Grassi und seine Schule nachgewiesen worden ist (vgl. v. Janicki 1908; Grassi 1915, S. 1362 ff.), die frisch aus dem Winterei geschlüpfte Fundatrix auf europäischen Reben zugrunde geht. Die Reblaus müßte daher in Europa längst verschwunden sein, wenn die Fundatrix unbedingt notwendig in ihren Entwicklungs-Zyklus hineingehörte. Aber bekanntlich ist von einer Abnahme der Reblausplage in Europa nichts zu verspüren.

Die Erhaltung des Insekts geschieht, — da das befruchtete Ei, selbst wenn es entsteht und eine Fundatrix liefert, wegen des Absterbens der Fundatrix aus dem Zyklus ausgeschaltet ist, — durch die Wurzelläuse, die überwintern und sich bei Wiederbeginn der Vegetationsperiode weiter parthenogenetisch vermehren. Sie haben keineswegs das Vermögen, Sexuparae zu liefern, verloren; indessen entstehen diese in Deutschland immer erst so spät (von Mitte August ab), daß ihre Nachkommen, also die Sexuales, sich gar nicht mehr entwickeln können. Übrigens sind auch die oberirdischen Gallenläuse zu dauernder Parthenogenesis befähigt. Börner (1912, S. 39) konnte sie dadurch, daß er ihnen im Treibhause

frisches Rebenlaub bot, überwintern und 22 Generationen hindurch weiterzüchten. „Die früher von BALBIANI und seinen Anhängern erwartete Degeneration infolge der andauernden parthenogenetischen Fortpflanzung war an den Gallenläusen nicht eingetreten; Gallenläuse und Wurzelläuse sind vielmehr auch in dieser Beziehung einander gleichwertig, beide fähig, sich eingeschlechtlich in ungeschwächter Lebensenergie wahrscheinlich unbegrenzte Zeit zu erhalten“ (BÖRNER, l. c.). Schon BOITEAU (1887) hatte, vom befruchteten Ei ausgehend, die Reblaus fast 6 Jahre lang in Glasröhren durch etwa 25 Generationen rein parthenogenetisch erzogen.

Offenbar ist also die Reblaus im Begriff, sich in Anpassung an das Fehlen der amerikanischen *Vitis*-Arten, für die ihre Fundatrix spezialisiert ist, in Europa zu einer rein parthenogenetischen Art umzuwandeln. Bei *Parthenophylloxera ilicis* GRASSI scheint diese Umwandlung schon vollendet zu sein, da es von dieser Art nur geflügelte und ungeflügelte parthenogenetische Generationen gibt (GRASSI 1912, p. 64 und 68). Andere Phylloxerinen dagegen verhalten sich offenbar ähnlich wie die Reblaus, da sie imstande sind, als Junglarven zu überwintern und in ihrem Entwicklungsgang die Sexuales auszuschalten. Das gilt von *Moritziella corticalis* KALT. (GRASSI 1912, p. 74), *Acanthaphis spinulosa* Targioni-Tozzetti (GRASSI 1912, p. 75) und *Phylloxera quercus* FONSC. (GRASSI 1912, p. 78).

c) Coccidae.

Die Schildläuse sind im allgemeinen bisexuell. Heterogonie kommt nicht vor, dagegen wird von verschiedenen Arten Parthenogenesis angegeben. Eine eingehende systematische Untersuchung darüber liegt allerdings nicht vor; aber die Angabe, daß die Coccidengattungen *Lecanium* und *Aspidiotus* parthenogenetisch seien, findet sich, nachdem sie von LEUCKART (1858) gemacht worden war, noch heute in den Lehrbüchern (vgl. z.B. CLAUS-GROBBEN 1917, S. 602), obwohl sie keineswegs gesichert ist.

Die Männchen sind bei den Schildläusen bekanntlich wesentlich anders gebaut als die Weibchen und meistens ganz außerordentlich klein. Sie können daher leicht übersehen werden, und darin liegt ohne Zweifel eine wichtige Fehlerquelle für die Feststellung der Parthenogenesis. So bemerkt z. B. SAJO (1896, S. 85) ausdrücklich für *Lecanium corni*: „Doch sind die Männchen immerhin so klein, daß auch sie und der ganze Paarungsakt von den Laien übersehen wird. Erst nach geschehener Paarung fängt das Leben dieser Tiere an auffallend zu werden, und zwar nur das der Weibchen.“ Immerhin ist es nicht möglich, die Angaben über das Vorkommen von Parthenogenesis bei Cocciden einfach mit dem Hinweis darauf, daß die Männchen der betreffenden Arten übersehen worden seien, für erledigt zn erklären, da sie zum Teil von sehr sorgfältigen Beobachtern stammen.

Ich stelle wieder die mir bekannt gewordenen Fälle zusammen, wobei ich mich in der Nomenklatur nach LINDINGER (1912) richte.

Aspidiotus hederae (Vall.) Sign. Von dieser Art gibt Leuckart (1858, S. 36ff.) an, daß er in den Samentaschen der Weibchen niemals Spermatozoen finden konnte, obwohl sämtliche untersuchten Weibchen entwicklungsfähige Eier enthielten. Er vermutet daher parthenogenetische Fortpflanzung, um so mehr, als er bei *Pseudococcus adonidum* (L.) Westw. Befruchtung und Spermatozoen im Receptaculum seminis feststellen konnte. Über Versuche wird nichts berichtet. Die Sache ist später, soviel ich sehe, nur von Krassiltschik (1893, S. 76) nachgeprüft worden, der sich dahin äußert, er habe bei *Aspidiotus hederae* keine Parthenogenesis beobachten können. Er „fand die *Aspidiotus*-Weibchen immer befruchtet. Doch, angesichts der ausdrücklichen Angaben Leuckarts, welcher bei diesen Insekten wahre Parthenogenesis beobachtet zu haben glaubt, möchte ich das Vorhandensein zufälliger Parthenogenesis bei denselben nicht in Abrede stellen."

Aspidiotus zonatus Frauenf. „Die Männchen kommen nur auf Blättern, und zwar ihrer Unterseite vor, wo sie oft in Reihen längs der Nerven sitzen, nach Douglas bis zu 30 auf einem Blatte. Von den Weibchen sieht man nur selten Exemplare auf den Blättern; sie sitzen fast ausschließlich auf dem älteren Holze, oft so weit von den Männchen entfernt, daß Newstead annimmt, daß trotz Vorhandenseins der beiden Geschlechter häufig Parthenogenese stattfinden müsse, da die Männchen die Weibchen an dem Holze nicht finden könnten und die auf den Blättern sitzenden begatteten Weibchen mit dem Blattfalle zugrunde gehen müssen" (Reh 1904, S. 14).

Ceroplastes vinsoni Sign. ist ein auf der Insel Réunion sehr häufiger Teeschädling, bei dem Bordage (1913, p. 407) trotz genauen Nachsuchens niemals Männchen finden konnte.

Cryptococcus fagi Dougl. Nach Emeis (1915, S. 38) ist das Tier „jedenfalls parthenogenetisch, denn unter den zahlreichen Tieren, die ich zu allen Jahreszeiten konservierte, fand ich nie ein Männchen". Überdies konnten weder im Lumen der Keimepithelröhre noch in dem bei dieser Art gut ausgebildeten Receptaculum seminis Spuren von Spermatozoen zur Zeit, in der die Eier reiften, nachgewiesen werden. Und da die Eier teilweise noch innerhalb des Ovariums mit der Bildung des Keimstreifens beginnen, so „hätten im Falle einer Befruchtung sich Anzeichen einer solchen unbedingt nachweisen lassen müssen".

Diaspis fallax Horv. „Bei *Diaspis fallax* gibt es Gründe, die eine Begattung in den meisten Fällen ausgeschlossen erscheinen lassen. Diese sind einesteils der völlige Abschluß des weiblichen Insektes gegen die Außenwelt durch den in die Rinde eingefügten Schild zu der Zeit, wo die Männchen vorhanden sind, und andererseits die Lage vieler Schilde unter mehreren Schichten abgestorbener Tiere. Gerade in diesem Falle ist es nicht einzusehen, wie die zarten Männchen zu den weiblichen Schilden

gelangen sollten — man findet auch nie abgestorbene Männchen dort — und doch bringen diese geschützten weiblichen Tiere ebenso regelmäßig zahlreiche Eier hervor, wie die unter freiliegenden Schilden sitzenden" (Morstatt 1908, S. 423).

Diaspis pentagona Targ. Howard (1912, p. 328) weist darauf hin, daß bei der Bekämpfung dieser sehr schädlichen Schildlaus die Vernichtung der Männchen nichts nützen würde, „for the Diaspis is parthenogenetic". Das müßte also wohl Thelytokie sein.

Eriopeltis lichtensteini Sign. Männchen dieser Art sind sehr selten (Herberg 1916, S. 53). Trotzdem entwickelt jedes Weibchen zahlreiche entwicklungsfähige Eier, und da „Spermatozoiden in keinem Falle, weder in der Vagina, noch in der Samenblase oder den Ovidukten gefunden wurden" (Herberg l. c., S. 99), so dürfte parthenogenetische Vermehrung die Regel sein.

Lecanium. Ohne nähere Angaben über die benutzten Species zu machen, berichtet Reh (1900, S. 495): „Bei der Gattung *Lecanium* scheint mir Parthenogenese sicher vorzukommen. Wenigstens konnte ich bei *Lecanium*-Arten, die wir seit 1 Jahr auf der Station züchten, noch nie Männchen auffinden, trotzdem fast ständig Junge geboren werden."

Lecanium corni Bouché. Newstead (1908) gibt für *Lecanium persicae* var. *ribis* Fitch, das nach Lindinger synonym mit *Lecanium corni* ist, an, daß Männchen unbekannt seien. „There can be no doubt that the females are able to reproduce their species without the intervention of the opposite sex. This remarkable trait is quite common among scale insects." Und auch Marchal (1908, p. 277) sagt: „Le *Lecanium corni* se multiplie surtouc par parthénogénèse. Pour ma part, je n'ai jamais observé les mâles, sur d'autres plantes que sur le *Robinia Pseudo-Acacia.* Bouché (1844) a mentionné et décrit le mâle de cette espèce. Signoret fait aussi mention, pour son *Lecanium rugosum* sur Pêcher (= *Lecanium corni*), de coques blanches d'où les mâles étaient sortis. Les mâles de *Lecanium corni*, d'après ce qui précède, doivent donc exister, mais n'apparaître que rarement et dans des conditions qu'il resterait à préciser." Daß bei *Lecanium corni* wirklich Begattung stattfinden kann, ergibt sich aus der oben schon angeführten Untersuchung von Sajo (1896), die sich übrigens auch auf die an der Robinie lebende Art bezieht, bei der ja auch Marchal die Männchen fand. Da nicht anzunehmen ist, daß Forscher wie Marchal und Newstead die Männchen übersehen konnten, so muß es wohl als wahrscheinlich gelten, daß es von *Lecanium corni*, das ja offenbar sehr vielgestaltig ist, verschiedene Formen gibt, von denen einige noch bisexuell geblieben, andere aber parthenogenetisch geworden sind.

Lecanium hemisphaericum Targ. ist nach Emeis (1915, S. 38) „jedenfalls parthenogenetisch", da zu keiner Jahreszeit Männchen zu finden waren.

Lecanium hesperidum (L.) Burm. gehört zu den Arten, von denen

Leuckart (1858, S. 42) parthenogenetische Vermehrung vermutet, da er, wie übrigens bei dieser Art schon Leydig, im Receptaculum seminis der Weibchen niemals Spermatozoen fand, obwohl alle Weibchen sich reichlich vermehrten. Die Parthenogenesis wird für diese Art von Moniez (1887, p. 451) bestritten, der angibt, er habe in fast allen Weibchen parasitisch lebende Männchen gefunden, deren „organisation ne permet pas de douter qu'il y ait accouplement". Diese Angabe, die allerdings bei allen Untersuchungen über die Parthenogenesis der Schildläuse eine große Fehlerquelle andeuten würde, hat sich bis jetzt nicht bestätigen lassen. Ich führe nur eine Äußerung von Reh (1903, S. 458) an: „Männchen von *Lecanium hesperidum* L. sind noch nicht bekannt. Moniez will solche gesehen haben, und zwar frei in Aussackungen der Eiröhren der Weibchen, d. h. als innerliche Parasiten lebend. Er beschreibt seine Befunde so genau, daß man kaum an einen Irrtum glauben kann. Leider finde ich in keiner der zahlreichen späteren Arbeiten über diese Schildlaus eine Nachprüfung der Moniezschen Angaben. Ich selbst habe zahlreiche Untersuchungen über diesen Punkt angestellt. Mindestens 100 Weibchen verschiedensten Alters und zu den verschiedensten Jahreszeiten habe ich untersucht, ohne je etwas in ihnen gefunden zu haben, das ich als Männchen hätte deuten können." Auch Henneguy (1904, p. 214) konnte keine rudimentären Männchen beobachten, fand aber einmal ein Weibchen von *Lecanium hesperidum*, dessen Receptaculum seminis von wohlentwickelten und lebenden Spermatozoen erfüllt war.

Lecanium pulchrum King. „Malgré le très grand nombre d'individus que j'ai pu observer, je n'ai jamais rencontré de mâles à aucun stade. Les auteurs qui m'ont précédé n'en ont pas signalé davantage. Cette espèce doit donc se multiplier uniquement par parthénogénèse" (Marchal 1908, p. 309).

Lepidosaphes ulmi (L.) Fern. scheint parthenogenetisch zu sein nach Ewing (1916, p. 91): „Males must be extremely rare in the case of our common oyster-shell scale, *Lepidosaphes ulmi* Linn. I have reared scores and examined thousands of individuals without ever finding a male; however, the male has been described."

Orthezia insignis Douglas. Die Laus befällt in den Tropen zahlreiche Freilandpflanzen und tritt auch in den Gewächshäusern der botanischen Gärten außerhalb der Tropen als Schädling auf. „Die Vermehrung scheint vollkommen parthenogenetisch zu sein und geht ohne Unterbrechung in den Warmhäusern vor sich. Bei der ungehindert fortschreitenden Generationsfolge müßte man annehmen, daß sich jederzeit auch Männchen vorfinden müßten. Das ist aber nicht der Fall. Trotz besonderer Aufmerksamkeit habe ich bis zum heutigen Tage kein einziges Männchen entdecken können, und es sind solche auch von anderen Autoren niemals in Gewächshäusern beobachtet worden. Was Douglas seinerzeit als Männchen beschrieben hat, erwies sich später als ein Männchen aus der Gattung

Pseudococcus. Das wirkliche Männchen von *Orthezia insignis* ist bisher nur aus den Tropen bekannt und zuerst von Green von der Insel Ceylon beschrieben" (Schumacher 1918, S. 382).

Parthenolecanium. Über diese von Šulc (1908) aufgestellte Gattung sagt dieser Forscher: „There is no male; female parthenogenetic. Type, *coryli*, L., *persicae*, Geof., both closely allied, and perhaps one and the same species." Nach Lindinger (1912, S. 374) ist *Parthenolecanium coryli* vielleicht identisch mit *Physokermes coryli*, *Parthenolecanium persicae* vielleicht mit *Lecanium corni*.

Pseudococcus nipae (Mask.) Fern. „Daß das Tier sich paart, das ist wahrscheinlich, denn um ein niedergelassenes Weibchen herum findet man oft mehr als 30—35 Nymphensäcke, also auch ebensoviel Männchen. Aber gleichfalls wahrscheinlich ist es, daß diese Schmierlaus, wenn sie sich auf einer reinen Pflanze allein niedergelassen hat und wenn sie geschlechtsreif geworden ist, sich auch jungfräulich vermehren kann. Bei den Schildläusen finden wir dafür viele Beispiele" (Jablonowski 1917, S. 11). Daß Leuckart (1858, S. 42) für *Pseudococcus adonidum* (L.) Westw. die Befruchtung nachgewiesen hat, wurde schon angeführt. Dagegen ist *Pseudococcus citri* Fern. „jedenfalls parthenogenetisch" (Emeis 1915, S. 38); denn Emeis fand nie Männchen und stellte fest, daß die Entwicklung der Eier schon im Mutterleibe soweit vor sich geht, daß wenige Stunden nach der Eiablage die jungen Larven schon schlüpften. Sperma ist im Receptaculum seminis nicht zu finden.

Pulvinaria betulae (L.) Sign. Von dieser Art vermutet Putnam (1879, p. 330) wenigstens partielle Parthenogenesis, obwohl Begattung stattfindet und sich im Receptaculum seminis Spermatozoen finden. „There are never in the spermatheca a sufficient number of spermatozoa to fertilize more than a very small fraction of the entire number of eggs laid and producing young. The number of spermatozoa remaining in the spermatheca after the eggs are nearly all laid is less than in the fall, showing that some have been used, but a fair proportion remain unused. Should it be that a part only of the eggs are fertilized by spermatozoa, it may be that these produce one sex while those unfertilized produce the other, the latter most probably females. It would be an interesting experiment to carefully separate a colony of females until after the males had disappeared, this I have not been able to accomplish as yet." Sollte sich Putnams Vermutung bewahrheiten, was nicht sehr wahrscheinlich ist, dann wäre freilich wohl anzunehmen, daß aus den unbefruchteten Eiern eher Männchen als Weibchen entstünden.

Saissetia oleae Bern. Diese Art kommt in ungeheuren Mengen in Californien und in Südamerika vor; trotz sehr eingehender Untersuchungen sind aber bisher nur je einmal in Californien und in Peru Männchen gefunden worden (Rust 1914, p. 473).

Schließlich sei noch erwähnt, daß für die bisexuelle Spezies *Chrys-*

omphalus aurantii (MASK.) CKLL. von QUAYLE (1911) untersucht worden ist, ob ihre Eier zu parthenogenetischer Entwicklung befähigt sind. Es stellte sich heraus, daß das nicht der Fall war.

Alles in allem muß man sagen, daß durch einwandfreie Zuchtversuche noch bei keiner Coccide die Befähigung zur Parthenogenesis nachgewiesen worden ist. Es kann aber als wahrscheinlich angesehen werden, daß thelytoke Parthenogenesis doch bei manchen Arten, vor allem wohl solchen aus der Gattung *Lecanium*, vorkommt. Weitere Untersuchungen darüber wären sehr erwünscht.

Überblicken wir das, was wir über die Parthenogenesis der Phytophthiren zusammengestellt haben, so zeigt es sich, daß es für die Frage nach der Entstehung dauernder Parthenogenesis ganz besonders aufschlußreich ist.

Besonders gilt das von der Tatsache, daß zahlreiche Blattläuse, die in Gegenden mit kühlem Winter regelmäßig typische Heterogonie aufweisen, in wärmeren Ländern keine geschlechtlichen Generationen mehr ausbilden, sondern sich dauernd ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen. Den Fällen, die ich angeführt habe, ließen sich ohne Zweifel noch zahlreiche weitere anreihen, ja es muß als durchaus wahrscheinlich gelten, daß die meisten Arten der Blattläuse sich in der geschilderten Weise verhalten. Sagen doch WEBSTER und PHILLIPS (1912, p. 93) in ihren eingehenden und wichtigen Untersuchungen über *Toxoptera graminum*: „In the South, seemingly south of about latitude 35° to 36° north, it has been impossible to find eggs of this and other species of aphidids in the fields. There is in the perpetuation of the species no apparent need of this stage, however, as it is able to continue throughout the entire year reproducing viviparously. In the North this is probably not possible except during very mild winters. The situation is therefore about like this: Gradually as we proceed southward from about latitude 38° the sexual forms and eggs disappear, while to the north of about latitude 36° hibernation is confined more and more to the egg stage, until this becomes exclusively the state in which the winter is passed.“ Und ebenso sagt VAN DER GOOT (1915, S. 27) von den Blattläusen tropischer Gegenden, die er aus eigener Anschauung genau kennt: „So weit hierüber bis jetzt bekannt ist, verläuft die Biologie der Blattläuse dort viel einfacher. Ein Winterstadium in Gestalt eines Eies ist hier anscheinend nicht notwendig, weil die Tierchen immer Nahrung vorhanden finden können, sogar in der trockenen Jahreszeit. Wir sehen nun, daß die Blattläuse sich hier in einer ununterbrochenen Reihe parthenogenetischer Weibchen (Geflügelte und Ungeflügelte) fortpflanzen, ohne daß man bis jetzt je eine Sexualgeneration hat beobachten können. Dasselbe sehen wir auch bei den Blattläusen unserer Gewächshäuser vorgehen; auch hier stellen

wir fest, daß ausschließlich parthenogenetische Weibchen vorhanden sind, so lange die Temperatur nicht zu sehr herabgesunken ist."

Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, daß auch für alle diese Formen Heterogonie das ursprüngliche Verhalten darstellt. Wir können also darin, daß sie von dieser Fortpflanzungsart zur dauernden Parthenogenesis übergegangen sind, gewissermaßen das Ergebnis eines ganz im großen angestellten Versuches über den Einfluß gleichmäßiger Lebensbedingungen auf die Vermehrungsweise erblicken. Und dieses Ergebnis beweist schlagend, daß dauernde Parthenogenesis bei diesen Tieren für beliebig lange Zeit möglich ist, ohne auch nur im geringsten zu irgendwie nachweisbarer Degeneration oder Schwächung zu führen.

Man könnte insbesondere für die im südlichen Teile von Nordamerika vorkommenden parthenogenetischen Blattläuse noch einen Einwand erheben. Da es sich bei denen nämlich um Arten handelt, die weiter nördlich noch in regelmäßiger Heterogonie vorkommen, so wäre es denkbar, daß ihre dauernde Erhaltung im Süden auf der steten Neuverschleppung von Norden her beruhe. Die dauernde Erhaltung der Art durch Parthenogenesis wäre dann nur eine scheinbare.

Aber dieser Einwand ist hinfällig, es ist sogar gerade im Gegenteil so, daß immer eine Verseuchung des Nordens von Süden her aus den rein parthenogenetischen Stämmen erfolgt. Das ergeben die Untersuchungen von Webster und Phillips (1912, p. 88 und 93) über die Ausbreitung der *Toxoptera graminum*: „Our extended investigations have led to the suspicion that, but for the viviparous reproduction in such overwhelming numbers in the South, during winter and early spring, to drift northward with the season, there would be little if any damage caused by its occurrence in the Northern States, where in fairly severe winters it probably winters over in the egg stage only . . . The practical, economic importance of this is that there is considerable doubt relative to the amount of injury the pest would cause north of this belt of country if there were no *Toxoptera* drifting in from the south. In other words, but for the countless myriads developing south of this belt and sweeping over and beyond it, there would be few if any destructive ravages." Es ist also gerade die ungeheure Vermehrungskraft der parthenogenetischen Form, durch die sich die Art dauernd in so gewaltiger Individuenzahl erhält.

Es fragt sich nun, welche Faktoren es sind, die bei den Blattläusen die dauernde Parthenogenesis bedingen, oder, was dasselbe besagt, welche Ursachen den Eintritt der geschlechtlichen Vermehrung veranlassen. Das Nächstliegende ist, die Temperatur- und Ernährungsverhältnisse heranzuziehen. Das tat auf Grund seiner Zuchtversuche schon Kyber (1815, S. 26), der annahm, „daß diese bewunderungswürdigen Tiere, wo nicht alle, doch wenigstens einige Arten, durch Erzeugung aus sich selbst, ohne Männchen, sich stets forterhalten können, sobald nur die

zwei Bedingnisse Nahrung und Wärme immer vorhanden sind, daß folglich warme, keinem Winter ausgesetzte Länder, weder Männchen, noch die Eier notwendig machen, daß sie die Natur nur da als vivipara oder ovipara auftreten lasse, wo die Nahrungsquellen versiegen oder ihre Gattungen Gefahr laufen würden, im Winter unterzugehen, weil die Lebenskeime in Eiern sicherer, als ihre zarten Mütter selbst, zu überwintern fähig sind."

Die Frage ist später dann viel erörtert worden, manche Forscher haben sich Kyber angeschlossen, manche aber auch nicht; eine Einigung ist so wenig erzielt worden, daß Schleip (1912, S. 226) zusammenfassend sagen konnte, „daß der Beweis dafür nicht erbracht ist, daß äußere Faktoren die zyklische Fortpflanzung der Aphiden regeln, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach hängt diese ausschließlich oder doch im wesentlichen von inneren Ursachen ab". In dieser Allgemeinheit ist indessen die Ansicht Schleips sicher nicht zutreffend, wie das Verhalten der tropischen und subtropischen Blattläuse beweist, das Schleip nicht berücksichtigt. Überhaupt beruht die Verschiedenheit der Ansichten wohl nur darauf, daß das Tatsachenmaterial nicht genügend bekannt war, und daß man zu Unrecht aus dem Verhalten einzelner Arten verallgemeinert hat.

Offenbar aber verhalten sich nicht alle Arten gleich. Es scheint in der Tat Arten zu geben, auf deren Fortpflanzungszyklus äußere Faktoren wenig oder gar keinen Einfluß haben. So z. B. *Aphis saliceti* Kalt. Während nämlich sonst die Sexuparae und Sexuales im Herbst auftreten, zu einer Zeit also, wo die Temperatur sinkt und die Nährpflanzen absterben oder wenigstens sich in ernährungsphysiologischer Hinsicht wesentlich verändern, wächst bei *Aphis saliceti* ein Teil der Läuse schon im Sommer, nach van der Goot (1915, S. 28 und 227) etwa Mitte Juli zu gut entwickelten Sexuales heran. Das hat nach van der Goot schon de Geer beobachtet. Mordwilko (1907, S. 533) und v. Baehr (1909, S. 302) fanden sie schon im Mai, Miss Stevens (1906, p. 19) im Juni an frischen Trieben. Nach v. Baehr traten sie während des ganzen Sommers neben den parthenogenetischen Weibchen fortwährend neu auf, und zwar auf ganz jungen frischen Sprossen und Blättern einer Weide, auf der zur gleichen Zeit die anderen Arten von Aphiden nur durch vivipare Formen vertreten waren. Ähnlich verhalten sich, wie van der Goot (1915, S. 28) angibt, nach Cholodkovsky auch die beiden Fichtenblattläuse *Lachnus hyalinus* Koch und *Lachnus piceicola* Chol. (Vgl. auch die Angaben von Tannreuther 1907 über *Melanoxanthus*.)

Solange nicht eingehende kritische Versuche mit solchen Arten vorliegen, läßt sich schwer entscheiden, ob bei ihnen der Zyklus zwangsweise unabhängig von äußeren Faktoren abläuft. Sollte es der Fall sein, so dürfte man dies Verhalten aber unter keinen Umständen verallgemeinern, da andere Arten sich, wie das oben zusammengestellte Tatsachen-

material beweist, je nach der Art der äußeren Verhältnisse heterogonisch oder dauernd parthenogenetisch vermehren können. Dabei ist noch nicht entschieden, ob etwa bei einigen dieser Arten die Fähigkeit, Sexuales zu erzeugen, ganz verloren gegangen ist. Bei *Macrosiphum granaria*, *Toxoptera graminum* und anderen in Amerika genauer untersuchten Arten ist das nicht der Fall. Bei ihnen liegt es also nicht etwa so, daß nebeneinander, aber örtlich getrennt eine parthenogenetische und eine bisexuell gebliebene Rasse vorkommt. Sondern die südliche Form ist parthenogenetisch nur unter dem Einfluß der im Süden herrschenden äußeren Lebensbedingungen. Werden vivipare Weibchen nach Norden versprengt, so werden ihre Nachkommen wieder heterogonisch, und es gelingt auch, wie Sanderson für *Macrosiphum granaria* gezeigt hat (Webster und Phillips 1912, p. 47), im Süden unter künstlichen Kulturbedingungen die Sexuales aus den im Freien rein parthenogenetischen Formen herauszuzüchten.

Nimmt man dazu, daß viele Blattlausarten sich in Gewächshäusern ebenfalls dauernd durch Parthenogenesis vermehren, und daß für einzelne Arten auch durch den Zuchtversuch ihre Befähigung zur Dauerparthenogenesis nachgewiesen ist, so kommt man zu der Annahme, daß jedenfalls bei einer sehr erheblichen Anzahl von Aphiden-Arten die Heterogonie zugunsten dauernder Parthenogenesis verlassen werden kann, und daß die Entstehung der Sexuparae und der Sexuales im natürlichen Verlauf der Dinge durch äußere Faktoren bewirkt wird.

Dabei dürften in erster Linie die Ernährungsverhältnisse maßgebend sein und die Wärme mehr mittelbar dadurch wirken, daß eben gewisse Temperaturverhältnisse für das dauernde Vorhandensein geeigneter Nährpflanzen erforderlich sind[1]). Semichon (1911, p. 976) hat versucht, die wirksamen Ernährungsfaktoren näher zu präzisieren. Er fütterte parthenogenetisch erzeugte Weibchen von *Pterocallis tiliae* L. mit frischen chlorophyllgrünen Blättern der Linde: sie ergaben immer wieder parthenogenetische Weibchen; bei Fütterung mit vergilbenden Blättern aber erzeugten sie Sexuales. „Aurait-il été possible d'obtenir indéfiniment des parthénogénétiques, dans les tubes d'élevage, à la condition de procurer toujours de la nourriture verte? Je l'ignore, car je ne suis pas parvenu à obtenir plus de trois générations en élevant les individus un par un dans des récipients isolés. Quoiqu'il en soit, ces expériences m'ont permis de constater que les parents des mâles et des ovigères ne diffèrent pas des parents des parthénogénétiques par des caractères spéciaux. Il n'a donc pas lieu de distinguer morphologiquement une forme sexupare." Semichon kommt schließlich zu der Ansicht, daß bei *Pterocallis tiliae*

[1]) Morgan (1909, S. 371) konnte dadurch, daß er mit Blattläusen besetzte Rosen der Kälte im Eisschrank aussetzte, keinen Übergang von der parthenogenetischen zur bisexuellen Vermehrungsweise bewirken, und nach ihm kann die geschlechtliche Form auch schon vor Einsetzen der kalten Witterung im Herbst erscheinen.

der Übergang von der parthenogenetischen zur bisexuellen Fortpflanzungsweise bedingt werde durch Änderungen der Ernährung, die in Beziehung zu der Zersetzung des Chlorophylls gegen Ende der Vegetationsperiode stehen. Daß das Chlorophyll als solches dabei etwas zu tun hat, ist wohl nicht wahrscheinlich; es sind wohl mehr die allgemeinen chemischen Änderungen im Blatte, die gleichzeitig mit der Zersetzung des grünen Farbstoffes vor sich gehen. (Man vgl. hierzu auch die Darlegungen von Mordwilko 1907 und 1908.)

Bei *Toxoptera graminum* hat übrigens Nahrungsverminderung die Wirkung, daß anstatt ungeflügelter parthenogenetischer Weibchen, wie sie bei reichlichem Vorhandensein von Nahrung allein entstehen, geflügelte parthenogenetische Weibchen gebildet werden (Webster und Phillips 1912, p. 82). Auch können unter gewissen Umständen merkwürdige Zwischenformen zwischen parthenogenetischen und sexuellen Weibchen entstehen (Hunter 1910). Für die Erzeugung der Sexuales in gemäßigterem Klima müssen also noch andere Faktoren mit eingreifen, und es wird in jedem einzelnen Falle besonderer Untersuchung bedürfen, um festzustellen, worin sie zu finden sind.

Wenn bei diesen Blattläusen es das Gleichmaß günstiger Lebens- und besonders guter Ernährungsverhältnisse war, das zur Einführung dauernder Parthenogenesis geführt hat, so war dafür in anderen Fällen offenbar ein anderer Umstand maßgebend: das Fehlen der einen Wirtspflanze bei heteröcischen Arten, wie es bei Wanderungen oder künstlicher Verschleppung der Art möglich wurde. Das trifft zu vor allem für die Chermesinen, aber auch für gewisse migrierende Aphidinen, wie z. B. *Hamamelistes* (vgl. S. 113). Natürlich ist hier Vorbedingung, daß die betreffende Art dazu befähigt ist, den Winter im Larvenstadium zu überdauern. Daß auch noch andere Umstände die Einführung rein parthenogenetischer Zyklen bei Chermesinen als vorteilhaft erscheinen lassen, möge man z. B. bei Boerner (1908, S. 296) nachlesen.

Wie bei anderen heterogonischen Organismen ist auch bei den Blattläusen eine doppelte Entstehungsweise der dauernden Parthenogenesis denkbar: sie könnte ihren Ausgang von den Weibchen der geschlechtlichen Generation oder aber von denen der parthenogenetischen Generation genommen haben. Das Verhalten der meisten Arten zeigt ganz klar, daß die Parthenogenesis auf einer Ausschaltung der Sexuales beruht. Bekanntlich unterscheiden sich die parthenogenetischen Weibchen der Blattläuse von den bisexuellen durch den Mangel eines Receptaculum seminis. Ein solches müßte also, wenigstens in rudimentärem Zustande, vorhanden sein, wenn die Sexualesweibchen parthenogenetisch geworden wären[1]). Das wäre übrigens aus cytologischen Gründen nur so denkbar, daß

[1]) Daß unbefruchtete Eier von Sexuales-Weibchen nicht entwicklungsfähig sind, wurde für Aphis pomi de Geer durch besondere Versuche von Baker und Turner

die Reduktionsteilung bei der Ovogenese unterbliebe. Denn das reife Ei der Sexuales ist haploid, die Weibchen aber sind alle diploid. Auch Arrhenotokie nach dem Bienenschema ist ausgeschlossen, da die Männchen der Blattläuse nicht haploid sind, sondern diploid, allerdings mit einem Chromosoma weniger als die Weibchen (vgl. v. Baehr 1909 und im übrigen das sehr übersichtliche Schema von Goldschmidt bei Correns und Goldschmidt 1913, nach S. 120). Die Parthenogenesis der Blattläuse ist also somatisch, auch die arrhenotoke Parthenogenesis derjenigen Sexuparae, die die Männchen liefern. Bei allen Weibchen, die parthenogenetische Eier ablegen, unterbleibt die Reduktion der Chromosomenzahl; nur in den Sexuales findet sie bei der Bildung der Gameten statt.

1916, p. 988) bewiesen. Es wäre recht wichtig, zu untersuchen, ob sie mit den modernen Methoden der experimentellen Parthenogenesis zur Entwicklung zu bringen sind.

III. Abschnitt.

Über die Möglichkeit unbegrenzt andauernder ungeschlechtlicher Vermehrung.

Auf Grund der im vorhergehenden Abschnitt zusammengestellten Tatsachen ist ein Zweifel daran, daß bei zahlreichen Tierarten der allerverschiedensten Verwandtschaftskreise dauernde Parthenogenesis als alleinige Vermehrungsart vorkommt, wohl nicht mehr möglich. Wenn die Tatsache immer wieder in Zweifel gezogen worden ist, so geschah das in der Hauptsache auf Grund theoretischer Erwägungen und der Überzeugung, daß bei geschlechtlich geschiedenen Lebewesen auf die Dauer die Ausschaltung der Befruchtung schädigend wirken müsse, da die Amphimixis eine notwendige Bedingung der Lebenserhaltung, eine unentbehrliche Verjüngung sei. Nach dieser Ansicht muß die ununterbrochene ungeschlechtliche Vermehrung nach mehr oder weniger zahlreichen Generationen zur Schwächung führen, dauernde Parthenogenesis also unmöglich sein.

Ich habe schon mehrfach darauf hingewiesen, daß manche Forscher auf Grund dieser Erwägung in der Tat das Bestehen dauernder Parthenogenesis leugnen oder doch wenigstens für unwahrscheinlich halten (vgl. oben S. 13f. R. Hertwig und Korschelt). So bezweifeln auch z. B. Wesenberg-Lund (1908, p. 96) und Langhans (1911a, S. 93) [vgl. oben S. 42f.] das Vorkommen von dauernder Azyklie bei Cladoceren, da die Möglichkeit des Fortbestehens der Art bei ausschließlich parthenogenetischer Fortpflanzung noch nicht erwiesen sei. Für die Rotatorien spricht Lauterborn (1913, S. 490) die Ansicht aus, „daß die Fähigkeit zur parthenogenetischen Fortpflanzung keine unbeschränkte ist, sondern nach Ablauf einer bestimmten bei den verschiedenen Arten wechselnden Zahl von Generationen erlöscht“. Dann trete ein „physiologischer Degenerationszustand“ ein, und die Befruchtung stelle den ursprünglichen Zustand wieder her. Dieselbe Meinung über die Parthenogenesis der Rädertiere hat Lange, und er begründet sie (1914, S. 439) mit der allgemeinen Bemerkung: „Daß längere Zeit andauernde Parthenogenese bzw. unge-

schlechtliche Vermehrung schließlich irgendwelche Degenerationserscheinungen hervorruft, ist eine weitverbreitete, wenn nicht allgemeine Erscheinung, der der Organismus durch bisexuelle Fortpflanzung oder Konjugation zu entgehen sucht."

Vor allem aber hat bei den Untersuchungen über die Fortpflanzung der Phytophthiren die zuerst von Balbiani für die Phylloxeren ausgesprochene Ansicht eine große Rolle gespielt, daß fortdauernde parthenogenetische Vermehrung zur Schwächung und zum schließlichen Aussterben der Art führen müsse, wenn nicht früher oder später eine Amphimixis verjüngend eingreife. Balbiani hatte das für die Eichen-*Phylloxera* behauptet auf Grund der Beobachtung, daß bei den aufeinander folgenden parthenogenetischen Generationen die Ovarien mehr und mehr verkümmerten und die Zahl der Eiröhren, die bei der aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Generation 20—24 beträgt, in den folgenden Geschlechtern auf 10, 6 und im Herbst schließlich auf 2—4 herabsinkt, bis schließlich das befruchtbare Weibchen nur noch eine einzige Eiröhre besitzt. „L'augmentation brusque que subit le nombre des tubes ovariques chez l'individu issu de l'accouplement de cette femelle avec le mâle doit être attribué à l'influence exercée par celui-ci sur la vitalité de l'oeuf engendré par celle-là. Je ne connais chez aucun animal un autre exemple où se manifeste d'une manière aussi visible et rapide l'épuisement graduel de l'énergie vitale de l'espèce, par suite de l'exclusion prolongée du mâle des fonctions de reproduction, et les faits que nous présente à cet égard le *Phylloxera quercus* sont particulièrement intéressants en ce qu'ils nous montrent cette dégénération organique accompagnée de l'avortement graduel de l'appareil même qui préside aux fonctions génésiques. D'autre part, nous constatons d'une manière non moins évidente la nécessité de l'intervention périodique du mâle, pour rétablir dans son intégrité primitive la constitution des organes reproducteurs, et ranimer dans ceux-ci la faculté qui entretient la succession des générations et assure par suite la durée indéfinie de l'espèce" (Balbiani 1876, p. 20). Andere Phytophthirenforscher schlossen sich ihm an, und Dreyfus (1889, S. 86) bemerkt ausdrücklich, die Fortpflanzung der Phylloxerinen mache keine Ausnahme von der Regel, „daß früher oder später bei allen Thieren eine Regeneration durch geschlechtliche Vermischung stattfinden muß, wenn die Art nicht aussterben soll".

Schon Cholodkovsky (1900, S. 276ff.) hat sich gegen diese Theorie und ihre Begründung gewandt, und seitdem ist ihr durch den Nachweis, daß bei Blattläusen, Rebläusen und Chermesinen dauernd parthenogenetische Zyklen vorkommen, der Boden entzogen worden. Man vergleiche dazu vor allem die Bemerkungen von Grassi (1915, S. 1360) über die Balbianische Degenerationstheorie, „die während sehr langer Zeit Wissenschaft und Praxis in Verlegenheit setzte", und die lehrreichen Darlegungen von Nuesslin (1910, S. 449), der die wohlbegründete Über-

zeugung ausspricht, „daß die parthenogenetischen Arten eher überhaupt aussterben, als daß sie nach Jahrhunderten wieder zur Gamogenese zurückkehren".

Es soll nun an dieser Stelle nicht näher in Überlegungen darüber eingetreten werden, was für und wider diese „Verjüngungstheorie der Amphimixis" sich anführen läßt. Ich verweise auf die Erörterungen z. B. von Weismann (1891, S. 135ff.; 1913, S. 210ff.) über diesen Punkt und stimme ihm voll bei, wenn er sagt (1891, S. 141): „Ein einziger Fall fortgesetzter agamer Fortpflanzung beweist, daß Amphimixis für die Fortdauer des Lebens nicht unerläßlich sein kann."

Wir haben nun im voranstehenden Abschnitt für eine ganze Anzahl von Tieren gezeigt, daß bei ihnen in der Tat die Amphimixis dauernd durch Parthenogenesis ersetzt ist, und ich möchte im Anschluß daran nur noch an einigen Beispielen aufzeigen, daß auch sonst im Tier- und Pflanzenreiche, wenn eine andere ungeschlechtliche Fortpflanzungsart als Parthenogenesis an die Stelle der Bisexualität getreten ist, sich keinerlei Anzeichen dafür nachweisen lassen, daß die dauernd apomiktische Vermehrung zur Schwächung der Art führe. Dieser Hinweis scheint mir deswegen nicht überflüssig zu sein, weil die Anhänger der Verjüngungstheorie gegen das tatsächliche Bestehen dauernder Parthenogenesis immer den Einwand erheben könnten: wenn die Parthenogenesis nur genügend lange andauere, und seien es hundert und mehr Jahre, so würden sich schließlich doch die schädigenden Folgen zeigen, und die Einschiebung amphimiktischer Generationen müßte sich als nötig erweisen. Dieser Einwand verliert aber alle Beweiskraft, wenn sich zeigen läßt, daß es auch andere Fälle von unbeschränkt andauernder agamer Vermehrung gibt, bei denen die Amphimixis ohne Schädigungen ausgeschaltet bleibt.

Auf zoologischem Gebiete hat kürzlich Korschelt (1917) in einer sehr belangreichen Arbeit die wichtigsten Tatsachen der ungeschlechtlichen Vermehrung der Tiere (mit Ausschluß der Parthenogenesis) und ihre Beziehungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung kritisch behandelt. Auch er steht auf dem Standpunkte, daß die Amphimixis nicht auf die Dauer ausgeschaltet wird; es sind aber lediglich Analogiegründe, die ihn zu diesem Schlusse veranlassen. Er sagt (Korschelt 1917, S. 402): „Das eine bleibt immer bestehen und auch die wenigen scheinbaren Ausnahmen können daran nichts ändern, daß nämlich stets bei den Metazoen nach einer Anzahl ungeschlechtlicher Generationen wieder eine Geschlechtsgeneration erscheint. Die Zahl der aufeinander folgenden ungeschlechtlichen Generationen kann unter Umständen eine recht große sein und eine beträchtliche Zeitdauer in Anspruch nehmen, so daß die Monogonie dadurch sehr an Bedeutung zu gewinnen scheint. Doch tritt nach unserer allgemeinen Erfahrung doch schließlich wieder eine Geschlechtsgeneration auf." Korschelt schließt aus „dieser geradezu gesetzmäßigen Generationsfolge" auf die äußerst wichtige Bedeutung der Befruchtung und der mit

ihr verbundenen Mischung der elterlichen Eigenschaften, die „für die dauernde Erhaltung der Species offenbar nicht zu entbehren seien".

Gewiß wäre es nun ganz verfehlt, diese große Bedeutung der Amphimixis irgendwie leugnen zu wollen, und ganz gewiß ist es richtig, daß sie für weitaus die Mehrzahl der Tiere und Pflanzen durchaus unentbehrlich ist. Wir haben sogar experimentelle Belege dafür, daß Tiere, die unter dem Einfluß dauernd parthenogenetischer Züchtung tatsächliche Schwächungen zeigten, durch das Eingreifen der Amphimixis wieder gekräftigt wurden. Whitney (1912) beobachtete bei Rassen der *Hydatina senta*, die 29 Monate lang unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen parthenogenetisch erzogen worden waren, nach 384 Generationen eine Abnahme der Vermehrungsfähigkeit. Inzuchtkreuzung solcher geschwächter parthenogenetischer Schwesterrassen verursachte nur eine geringe Erholung; dagegen bewirkten wechselseitige Kreuzungen von verschiedenen geschwächten Rassen eine plötzliche Steigerung der Vermehrungsfähigkeit zur ursprünglichen Höhe.

Aber — abgesehen davon, daß es in diesem Falle nicht sicher ist, ob die Störungen auf die dauernd parthenogenetische Fortpflanzung oder auf andere Gründe, z. B. das dauernde Gleichmaß der Kulturbedingungen zurückzuführen sind, — es lassen sich auch entgegengesetzte Beobachtungen anführen. So beschreibt z. B. Lange (1911) eine Form von *Asplanchna sieboldii* Leydig mit eigenartigen Anhängen, eine Form, die „sich infolge von Parthenogenese herausgebildet haben dürfte; ich wüßte wenigstens zunächst keine andere Erklärung dafür. Wenn man das Auftreten solcher Anhänge als eine Steigerung der Vitalität auffaßt — und man kann sich einer solchen Auffassung kaum verschließen —, so hat man das immerhin merkwürdige Faktum, daß Parthenogenese die Vitalität erhöht. Kraetzschmar zeigt für *Anuraea aculeata* das Gegenteil. Doch haben wir ein Analogon für unseren Fall in dem Anwachsen der Kopfhöhe bei Daphniden und der Steigerung der Borstenzahl an Cladocerenbeinen mit steigender parthenogenetischer Generation, wie sie neuerdings von Behning nachgewiesen worden ist."

Dann aber und vor allem darf man wohl daraus, daß sich aus dem Entwicklungsgang vieler Arten die Amphimixis nicht ungestraft ausschalten läßt, nicht verallgemeinernd den Schluß ziehen, daß das nun allgemein so sein müsse. Wohl aber wird man umgekehrt mit Weismann (vgl. oben) der Ansicht sein müssen, daß ein einziger Fall dauernder agamer Fortpflanzung beweise, daß Amphimixis für die Fortdauer des Lebens nicht unerläßlich sei. Das ist auch die Auffassung von Hartmann (1917, S. 770), der *Eudorina elegans* „550 Individualgenerationen hindurch rein agam ohne Depression oder sonstige Zell- und Kernregulation gezüchtet hat. Diese in 2½ Jahren erzielte Zahl von Generationen scheint mir aber groß genug, um annehmen zu dürfen, daß in derselben Weise *Eudorina* dauernd gezüchtet und so die Frage nach der dauernden Mög-

lichkeit solcher Züchtungen mit Ja beantwortet werden kann. Mit dieser Antwort ist aber auch zugleich die Entscheidung über die sogenannten Verjüngungs- und Regulationshypothesen der Befruchtung gefallen. Denn wenn ein Organismus, bei dem in der Natur jährlich mindestens einmal Befruchtung vorkommt, dauernd asexuell gezüchtet werden kann, ohne daß Regulationen vorkommen und nötig sind, dann kann eben die Bedeutung der Befruchtung nicht in einer Verjüngung oder Regulation gesucht werden, sondern muß anderswo liegen.“

Mit dieser Auffassung stimmt vollkommen überein, was wir über die ungeschlechtliche Vermehrung bei den Pflanzen wissen. Unter ihnen sind zahlreiche Arten bekannt, die sich unter vollem Ausschluß der geschlechtlichen Fortpflanzung ununterbrochen auf vegetativem Wege vermehren, ohne daß diese dauernde Apomixis den Weiterbestand der Art bis jetzt irgendwie gefährdet hätte. Beispiele dafür findet man z. B. bei Moebius (1897, S. 28ff.). Ich erwähne an dieser Stelle nur den gewissermaßen ein Experiment im großen zu unserer Frage darstellenden Fall der Banane, *Musa sapientium* L., die von den Menschen seit Jahrtausenden als Nutzpflanze gezogen und, da sie samenlos ist, immer nur durch Sprößlinge, also ungeschlechtlich vermehrt worden ist, ohne daß sie bis jetzt erkennbare Spuren von Altersschwäche aufwiese; und ähnlich liegt es mit der Dattelpalme, dem Weinstock, den meisten Hefearten und vielen anderen Kulturgewächsen.

Nun wird ja allerdings für eine bestimmte Art von Nutzpflanzen angegeben, daß sie im Laufe der Jahrzehnte oder Jahrhunderte „entarteten“, und man pflegt diese Degeneration mit der dauernd ungeschlechtlichen Vermehrung solcher Gewächse in Zusammenhang zu bringen. Das gilt besonders von dem sogenannten „Abbau“ der Kartoffeln, deren einzelne Sorten ja immer nur durch die Knollen vermehrt werden, und für das Aussterben von Obstsorten, die durch Pfropfung erhalten werden. Aber man darf dabei nicht vergessen, daß es sich dabei um einseitig auf eine bestimmte Eigenschaft hochgezüchtete Gewächse handelt, bei denen die „Schwächung“ im Grunde nur darin besteht, daß sie in dieser über das normale Maß hinaufgezüchteten Eigenschaft wieder auf das normale Maß zurückkehren. Das bedeutet aber noch keineswegs eine Gefährdung des Daseins der Art, und die nicht mehr anbauwürdigen Sorten sind wohl nicht mehr so ertragsfähig wie früher, aber noch durchaus existenzfähig. Dazu kommt, daß gerade die Eigenschaften, die bei den betreffenden Arten hochgezüchtet worden sind, und in denen sich die Schwächung vor allem zeigt, nämlich reichlicher Knollen- oder Früchteertrag, solche Eigenschaften sind, deren fortgesetzte Steigerung über das durchschnittliche Maß hinaus eigentlich mit zwingender Notwendigkeit zu einer Schwächung führen muß. Diese Sorten, die in jeder Generation eine sehr viel größere Menge von Nährstoffen erzeugen und an die Knollen und Früchte abgeben müssen, als dem natürlichen Verlauf der Dinge

entspricht, sind gewissermaßen pathologische Rassen, und wenn sie mit der Zeit an Anbauwürdigkeit verlieren, d. h. an Ertragsfähigkeit zurückgehen, so ist das wohl in erster Linie eine Ausgleichserscheinung und hat mit der ungeschlechtlichen Vermehrung als solcher unmittelbar nichts zu tun, sondern nur mittelbar insofern, als sich die schwächenden Wirkungen der überreichlichen Erzeugung und Abgabe von Nährstoffen mit jeder Generation vermehrt bemerkbar machen müssen. Bei Sorten, die im Hinblick auf andere Eigenschaften hochgezüchtet sind, auf Eigenschaften, die nicht schädigend wirken, z. B. auf eine bestimmte Blütenfarbe, bleiben demgemäß solche „Abbauerscheinungen" aus, auch wenn sie immer nur vegetativ vermehrt werden.

Mit diesem Verhalten von Pflanzen, die sich entweder in der Natur dauernd nur ungeschlechtlich vermehren, oder die in der Kultur nur auf vegetativem Wege vermehrt werden, stimmen die experimentellen Erfahrungen, die man an Pflanzen bei künstlicher Ausschaltung der geschlechtlichen Fortpflanzung gemacht hat, durchaus überein. Hier sind vor allem die Versuchsergebnisse von Klebs anzuführen, dem es gelang, bei zahlreichen Algen, Pilzen und höheren Pflanzen unter gewissen Kulturbedingungen die Bisexualität zu unterdrücken und dauerndes vegetatives Wachstum aufrecht zu erhalten. „In den bisher genauer untersuchten Fällen entscheidet die Außenwelt, ob überhaupt und zu welcher Zeit und in welchem Grade die Fortpflanzung an Stelle des vegetativen Wachstums tritt" (Klebs 1904, S. 553); wenn aber die für den Eintritt der Fortpflanzung maßgebenden äußeren Bedingungen dauernd nicht gegeben sind, dann tritt nach den Versuchen von Klebs auch niemals die geschlechtliche Fortpflanzung ein, sondern es bleibt bei ausschließlich ungeschlechtlicher Vermehrung, ohne daß während der Versuchsdauer irgendwelche Schädigungen zu beobachten waren.

Es dürfte sich also bei Pflanzen kein Beispiel dafür anführen lassen, mit dem sich beweisen ließe, daß ununterbrochene apomiktische Vermehrung als solche zur Schwächung und Existenzgefährdung der Art führe. Wohl aber gibt es zahlreiche Beispiele, die dartun, daß die Art sich auch bei rein ungeschlechtlicher Vermehrung dauernd ohne Schädigung zu erhalten vermag.

Unter diesen Umständen scheinen mir die Analogiegründe, auf Grund deren man bei Tieren mit agamer Fortpflanzung deren steten Fortgang bezweifelt und annimmt, daß stets nach einer gewissen Dauer der ungeschlechtlichen Vermehrung die geschlechtliche eingeschaltet werden müsse, erheblich an Gewicht zu verlieren. Beispiele von Tieren, die bisher nur in ungeschlechtlicher Vermehrung gefunden worden sind, finden sich bei Korschelt (1917, S. 373, 399 u. a. a. O.), auf dessen Darstellung ich verweisen kann. Es seien daher hier nur zwei von Korschelt nicht erwähnte Fälle angeführt. Der eine betrifft *Planaria velata.* Bei diesem Strudelwurm ist Fragmentation des Körpers, Encystierung der Fragmente und Ergänzung

der Fragmente zu ganzen kleinen Tieren beim Verlassen der Cyste „so far as known the only method of reproduction in the localities about Chicago where these worms are found, sexual reproduction never having been seen during some twelve years of observation" (Child 1914, p. 286). Auch im Laboratorium trat bei jahrelanger Zucht keine Bisexualität auf: „*Planaria velata* has been bred asexually through thirteen generations in less than three years without any indications of progressive senescence in the stock" (Child, l. c. p. 293)[1]. — Der andere Fall betrifft die Naidengattung *Pristina*, von der bisher überhaupt nur bei zwei Arten Geschlechtstiere gefunden worden sind (Schuster 1915, S. 88); im übrigen erfolgt die Vermehrung durch Knospung. Die sechs in Sachsen und Böhmen vorkommenden Arten fand Schuster (l. c., S. 86) „niemals geschlechtlich. Auch im Laboratorium wurde in Kulturen, die unter günstigen Bedingungen bei ca. 15° zwei Jahre hindurch verfolgt wurden, immer nur ungeschlechtliche Vermehrung beobachtet". Schuster (l. c., S. 95) kommt allgemein zu der Ansicht, daß bei diesen Naiden die ungeschlechtliche Fortpflanzung „im Laufe der Zeit die geschlechtliche Vermehrung mehr und mehr zurückgedrängt hat, da sie nicht nur unter ungünstigen, sondern unter allen Verhältnissen nützlich war. So könnte man auch die Unterdrückung der Sexualität bei *Pristina* erklären". —

Für zahlreiche Pflanzen ist es also sicher und für gewisse Tiere wahrscheinlich, daß sie, obwohl ursprünglich amphimiktisch, sich jetzt dauernd apomiktisch vermehren und ihre Art damit ungeschwächt zu erhalten imstande sind. Das Eingreifen der Amphimixis erweist sich damit als nicht unerläßlich für die Lebenserhaltung bei einer ganzen Anzahl von Arten, und man kann daher den Hinweis darauf, daß auch bei apomiktischen Organismen die Amphimixis als unbedingt notwendige Verjüngung früher oder später einmal in die Generationenfolge eingeschaltet werden müsse, nicht mehr als Einwand gegen das Bestehen dauernder Parthenogenesis im Tierreiche anführen. Denn was zugunsten der Teilung, Knospung, Propagation usw. möglich ist, das muß auch zugunsten der Parthenogenesis als möglich angesehen werden.

---

[1]) Auch *Planaria vitta* Dugès scheint sich so gut wie ausschließlich ungeschlechtlich zu vermehren (Sekera 1909).

IV. Abschnitt.

Über die Ursachen der Parthenogenesis.

A. Bastardierung.

Wie in der Einleitung kurz auseinandergesetzt wurde, waren es vor allem zwei Gruppen von Tatsachen, deren Prüfung sich im Hinblick auf die Bastardierungshypothese der Parthenogenesis als notwendig erwies: die Fortpflanzungsverhältnisse der *Chara crinita*, auf die in erster Linie sich die Ernstsche Theorie aufbaut, und die tierische Parthenogenesis, soweit sie nicht oder nicht mehr Teilerscheinung eines heterogonen Entwicklungskreises ist.

Es hat sich im ersten Abschnitte ergeben, daß die Parthenogenesis der *Chara crinita* eine andere Deutung zuläßt als Ernst sie gibt, und daß diese andere Deutung die tatsächlichen Verhältnisse besser erklärt und weniger Hilfsannahmen erforderlich macht als die Ernstsche. Und im zweiten Abschnitt hat es sich herausgestellt, daß die Tatsachen der tierischen Parthenogenesis ganz allgemein durch die Ernstsche Theorie nicht erklärt werden können und ihr nicht günstig sind. Denn nach dieser soll und darf es im Tierreiche dauernde Parthenogenesis nicht geben. Wir haben aber zahlreiche Fälle gefunden, wo sie doch als alleinige Fortpflanzungsweise vorhanden ist. Nach den Ernstschen Begriffsbestimmungen (vgl. oben S. 2 und 12) sind diese Fälle nicht als Parthenogenesis, sondern als Apogamie aufzufassen. Dann aber müßten sie auch derselben Erklärung zugänglich sein wie es nach Ernst die pflanzlichen Vorkommnisse von Apogamie sind, d. h. sie müßten auf Bastardierung beruhen. Das aber ist in sehr vielen Fällen wohl ganz sicher ausgeschlossen. Besonders da, wo wir die stufenweise Entwicklung von Bisexualität zu Parthenogenesis verfolgen können, wie etwa bei den Nematoden, aber auch bei den Cladoceren, den Blattläusen[1]), den Chermesinen und anderen Gruppen,

[1]) Von diesen stellt Stevens (1906, p. 13) ausdrücklich fest: „No evidence of hybridism has been observed where two or more species occur on the same host“.

wo die Parthenogenesis in deutlichen, wenn auch nicht leicht zu deutenden Beziehungen zu den Lebensbedingungen steht.

Jedenfalls besteht der von Ernst behauptete und für seine Theorie erforderliche scharfe Gegensatz zwischen der tierischen und pflanzlichen Parthenogenesis nicht. Es gibt im Gegenteil sehr viele Tiere, die sich gerade so verhalten wie die parthenogenetischen Pflanzen, d. h. ganz apomiktisch geworden sind. Wenn für sie aber der Erklärungsgrundsatz der Ernstschen Theorie nicht gilt, dann muß diese auch für die parthenogenetischen Pflanzen als stark erschüttert gelten.

Andererseits soll natürlich nicht geleugnet werden, daß nicht notwendigerweise sämtliche Fälle dauernder Parthenogenesis auf derselben Ursache beruhen müssen, daß daher die Ernstsche Theorie sehr wohl für gewisse Pflanzen und Tiere gelten könnte, für andere aber nicht. Aus diesem Grunde dürfte es sich empfehlen, die Beispiele, die Ernst abgesehen von der *Chara crinita* zugunsten seiner Theorie anführt, wenigstens zum Teil zu besprechen. Es ist natürlich ganz unmöglich, alle die zahlreichen von Ernst zusammengestellten Angaben und Belege kritisch zu durchmustern; es ist das auch nicht nötig, da sehr vieles davon durchaus hypothetischer Natur ist, was übrigens Ernst selbst vollkommen anerkennt. Ich beschränke mich darauf, einige der wichtigeren Beispiele herauszugreifen.

1. Alchemilla gemmia.

Als besonders beweiskräftig für seine Theorie wird von Ernst (1918, S. 271) die Tatsache ins Feld geführt, daß in *Alchemilla gemmia* Buser und in *Alchemilla sabauda* Buser Pflanzen vorhanden seien, „die als apogame Bastarde zwischen geschlechtlich potenten Arten entstanden sein müssen". Buser hält nämlich die von ihm *Alchemilla gemmia* genannte Pflanze für einen Bastard von *Alchemilla hoppeana* Schinz und Keller var. *glacialis* Keller und *Alchemilla pentaphylla* L., und es kann wohl auch nicht bezweifelt werden, daß diese von den maßgebenden Systematikern geteilte Auffassung (vgl. Ascherson und Graebner 1902, S. 395; Keller 1908, S. 81) richtig ist. Die beiden Elterarten sind nun normal geschlechtlich; *Alchemilla gemmia* aber ist fast völlig steril, und nur in ganz vereinzelten Fällen kommt es einmal zur Keimbildung, „die einen apogamen Eindruck machte" (Strasburger 1904, S. 139). Auch der Pollen ist stark verbildet, ein normal aussehender Pollenkern findet sich nur ganz ausnahmsweise (Strasburger 1904, S. 101). Nehmen wir also an, daß bei *Alchemilla gemmia* wirklich parthenogenetische Keimbildung vorkommt, was freilich noch nicht als sicher festgestellt gelten kann, so hätten wir hier in der Tat einen Bastard zweier geschlechtlich normaler Arten, der parthenogenetisch wäre. Ernst erblickt darin einen Beweis dafür, daß die Bastardierung selber die Ursache der Apogamie der Pflanze

sei (1918, S. 271), sowie daß wenigstens in diesem Falle obligate Apogamie nicht allmählich aus gelegentlicher Parthenogenesis hervorgegangen, sondern plötzlich entstanden sei (l. c., S. 251).

Dem gegenüber muß zunächst bemerkt werden, daß auch dieser Fall erst dann beweisend wäre, wenn experimentell festgestellt wäre, daß aus der Kreuzung typischer sexueller *Alchemilla pentaphylla* und typischer sexueller *Alchemilla hoppeana* var. *glacialis* sofort ein Bastard mit allen Eigenschaften der *Alchemilla gemmia* entstünde. Ernst selbst gibt das übrigens zu (Ernst 1918, S. 252), und er scheint entsprechende Versuche zu beabsichtigen oder schon eingeleitet zu haben. Bis deren etwaige positive Ergebnisse bekannt sind, kann m. E. dem Falle der *Alchemilla gemmia* noch keine Beweiskraft für die Theorie zugesprochen werden. Und zwar aus folgenden Gründen nicht.

Nach Buser (1905) ist der Bastard *Alchemilla glacialis* × *pentaphylla* ungemein häufig am Gemmi, und zwar findet er sich dort, was sehr wichtig ist, „en des gradations allant presque insensiblement de l'une à l'autre espèce". Buser bringt diese Mannigfaltigkeit in drei Klassen unter, die er *Alchemilla superglacialis* oder *trullata*, *Alchemilla intermedia* oder *gemmia* und *Alchemilla superpentaphylla* oder *pentaphylloides* nennt. *Trullata* steht dem *glacialis*-Elter näher, *pentaphylloides* dem *pentaphylla*-Elter, *gemmia* hält etwa die Mitte zwischen beiden Elterarten. Wir wollen aber nicht vergessen, daß alle drei Formen unter sich und mit den Eltern durch fast alle denkbaren Übergangsstufen verbunden sind. Um die größere Ähnlichkeit der erst- und letztgenannten Form mit jeweils dem einen Elter zu erklären, nimmt Buser (1905, p. 515) an, daß sie durch Rückkreuzungen von *Alchemilla gemmia*, der intermediären Form, mit den Elterarten entstanden seien. Das wäre an dem Gemmistandorte möglich, weil dort beide Elterarten vorkommen, und zwar *Alchemilla pentaphylla* mäßig häufig, *Alchemilla glacialis* aber ziemlich spärlich. Von den Bastarden sind *trullata* und *gemmia* „archi-abondants, inépuisables, infiniment plus fréquents que les parents"; *pentaphylloides* dagegen ist selten. Buser schließt aus diesen Verbreitungsverhältnissen und vor allem daraus, daß man kaum annehmen könne, die große Menge der *trullata*- und *gemmia*-Stöcke auf dem ausgedehnten Standorte habe sich auf vegetativem Wege durch Ausläufer aus einigen wenigen Ausgangsindividuen gebildet, daß die Bastarde sich am Standorte selbst wiederholt gebildet hätten und gelegentlich noch jetzt entstünden.

Strasburger (1904, S. 139) hat auch *Alchemilla trullata* untersucht: der Pollen war immer ganz schlecht ausgebildet, und von der Samenbildung heißt es: „Ihre Samenanlagen sind schlanker als jene der apogamen Arten und nähern sich somit in ihrem Aussehen den normalsexuellen. Es wird auch nur ein Embryosack in ihrem Innern angelegt, doch gelingt meistens seine Fertigstellung nicht. Die Zahl der Mißbildungen ist überaus groß. Pollen auf einer Narbe zu finden gelang mir nicht. Nur aus wenigen

Blüten geht eine Keimanlage hervor. Daß solche Keime apogamen Ursprungs sind, steht außer Zweifel, denn ich fand bei *Alchemilla trullata* einen zweizelligen Keim und vier Endospermkerne in dem Embryosack einer noch geschlossenen Blütenknospe. Daß die Narbe dieser Blüte unbestäubt war, daß diese Blüte nur schlechten Pollen in ihren ungeöffneten Antheren führte, stellte ich noch des weiteren fest." Von *Alchemilla pentaphylloides* konnte er nur aufgeweichtes Herbarmaterial untersuchen, an dem er fand, „daß ihre Pollenkörner, selbst die bestausgebildeten, anscheinend unvollkommen bleiben" (l. c., S. 140).

Nach diesen Befunden ist es also von allen drei Bastardformen noch nicht nachgewiesen, daß sie imstande sind, überhaupt keimfähigen Samen auszubilden. Ansätze zur Samenbildung werden aber ohne Zweifel gemacht und erfolgen wohl auch sicher ohne Mitwirkung des männlichen Elementes. Nach Analogie zu anderen Alchemillen mag man schließen, daß es gelegentlich zur Ausbildung eines fertigen und auch keimfähigen Samens kommt. Das wird indessen so selten eintreten, daß man für das Vorhandensein so sehr zahlreicher Stöcke am Gemmi entweder mit Buser wiederholte Neubildung der Bastarde oder allmähliche Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege durch Ausläufer voraussetzen muß.

Nun scheinen mir aber die von Buser geschilderten Häufigkeitsverhältnisse der einzelnen Formen die Annahme einer wiederholten und noch heute stattfindenden Entstehung der Bastarde nicht wahrscheinlich zu machen.

Alchemilla trullata ist ungemein häufig. Ihre Eltern sind nach Buser *Alchemilla glacialis* und *Alchemilla gemmia*. *Glacialis* ist aber am Standorte durchaus nicht häufig, sondern „plutôt rare, formant des groupes localisés". *Gemmia* ist zwar sehr häufig, hat aber „nur in ganz vereinzelten Fällen normal aussehenden Pollen" (Strasburger 1904, S. 101) und kann selbstverständlich nur als pollenliefernder Elter in Betracht kommen. Es sind also beide Eltern selten, und so wird es natürlich nur ganz ausnahmsweise einmal zur Bastardbildung kommen können und damit zur Entstehung einer *Alchemilla trullata.* Ähnliches gilt aber schon für *Alchemilla gemmia* selbst. Der *glacialis*-Elter ist selten, der *pentaphylla*-Elter fehlt zwar nirgends ganz am Standorte, ist aber doch bei weitem nicht so häufig wie *gemmia.* Auch hier wird also Bastardbildung nicht häufig auftreten können.

Da also eine häufige Neuentstehung der *Alchemilla gemmia* und *Alchemilla trullata* zum mindesten sehr unwahrscheinlich ist, werden wir annehmen müssen, daß das Vorhandensein so zahlreicher Individuen beider Formen am Gemmi auf ausgiebiger vegetativer Vermehrung durch Ausläufer beruht. Aber diese Annahme wird nun wieder erschwert durch den schon oben hervorgehobenen sehr wichtigen Umstand, daß die drei Zwischenformen *Alchemilla gemmia*, *trullata* und *pentaphylloides* keineswegs die einzigen am Standorte vorkommenden sind. Im Gegenteil sind

fast alle denkbaren Abstufungen vorhanden, und es sind nur die „gradations principales“, die nach Buser „peuvent se ranger sous les trois catégories superglacialis, intermedia, superpentaphylla“. Wenn aber Vermehrung durch Ausläuferbildung vorläge, dann müßte man die größte Gleichförmigkeit des ganzen Bestandes erwarten. Da der Bestand nun aber eben in eine Unzahl von Einzelformen zersplittert ist, so müssen wir doch wohl für jede dieser Zwischenstufen gesonderte Entstehung voraussetzen.

Dadurch aber wird die Entstehung der Bastarde wesentlich verwickelter als es zunächst scheinen mochte. Wenn es sich um F1-Individuen handelte, dann wäre erstens die Entstehung so zahlreicher Stöcke, für deren jeden ein besonderer Bastardierungsvorgang gefordert werden müßte, bei der Seltenheit der Eltern an dem einzigen Standorte, von dem die Formen bekannt sind, unverständlich; und zweitens wäre auch das Auftreten so zahlreicher verschiedener Zwischenstufen höchst auffällig, da nach allem, was wir bisher von dem Verhalten der Speziesbastarde wissen, die F 1-Generation intermediär und gleichförmig ist: erst in F 2 erfolgt Aufspaltung in eine sehr große Anzahl von Typen.

Zur Erklärung der Vielgestaltigkeit der *Alchemilla glacialis* × *pentaphylla* könnte man daher, wenn man die Hypothese einer Pleiotypie in F 1 ausschließt, so viel ich sehe, drei Annahmen machen: Erstens: daß es sich nicht um Bastarde, sondern um Nepoten handelte, also um Abkömmlinge von F 1-Bastarden. Dann aber müßte die F 1-Generation sexuell potent gewesen sein, denn bei parthenogenetischer Fortpflanzung hätte sie nicht aufspalten können. Die Bastardierung wäre dann also nicht die Ursache der Parthenogenesis gewesen, und es bliebe zu erklären, warum die F 2-Individuen parthenogenetisch sind. Zweitens wäre denkbar, daß schon die Elterarten *Alchemilla glacialis* und *Alchemilla pentaphylla* Bastarde wären oder wenigstens eine von ihnen. Auch dann müßte Spaltung in F 2 erwartet werden. Für *Alchemilla pentaphylla* aber ist das unwahrscheinlich. Sie ist sexuell normal und Buser ist, wie Strasburger (1904, S. 98) berichtet, „der Ansicht, daß man niemals, seiner Erfahrung und Überzeugung nach, von *Alchemilla pentaphylla* auch nur die geringste Varietät abspalten könnte“. Offenbar ist sie also ganz konstant und spaltet nicht, wie man es von einem Bastard erwarten müßte, der sich nicht auf parthenogenetischem Wege erhält. Eher wäre möglich, daß *Alchemilla glacialis* ein Bastard sei, die ja allgemein als eine Varietät von *Alchemilla Hoppeana* angesehen wird. Aber auch dann, wenn sie wirklich ein Bastard wäre, wäre für die Ernstsche Theorie nicht viel gewonnen. Denn *Alchemilla glacialis* selbst ist ja normalgeschlechtlich, bei ihr also, — wenn sie hybriden Ursprungs ist — wäre die Bastardierung nicht Ursache der Parthenogenesis geworden, und es wäre durchaus nicht einzusehen, warum sie das bei Bastarden von *Alchemilla glacialis* mit einer anderen Art werden sollte. Drittens endlich könnte man

annehmen, daß die zahlreichen Zwischenstufen zwischen *Alchemilla gemmia* und den beiden Elterarten aus *Alchemilla gemmia*, der intermediären Form, durch „Mutation“ hervorgegangen seien, sei diese nun bei der Samenbildung oder bei der Ausläuferbildung eingetreten. Das würde aber heißen, ein Wort an die Stelle einer Erklärung zu setzen.

Unter diesen Umständen ist es meines Erachtens vorerst noch nicht angängig, die Parthenogenesis der *Alchemilla gemmia* als Beweismittel für die Hybridisationstheorie der Parthenogenesis zu benutzen. Es muß zurzeit als wahrscheinlicher gelten, daß *Alchemilla gemmia* nicht ein F 1-Bastard ist, sondern daß die zahlreichen Zwischenstufen zwischen *Alchemilla glacialis* und *Alchemilla pentaphylla*, die an dem Gemmistandorte neben den Eltern wachsen, Nachkommen solcher F 1-Bastarde darstellen. Warum sie, wenn sie sich überhaupt durch Samen vermehren, was für die Mehrzahl der Formen erst noch zu beweisen ist, parthenogenetisch sind, das bleibt freilich dabei unerklärt. Die Parthenogenesis mag bei ihnen wie bei anderen Formen der Gattung *Alchemilla* allmählich entstanden sein, möglicherweise auf Grund einer Veranlagung, die durch den *Hoppcana*-Elter in den Bestand hineingekommen war.

Ernst (1918, S. 252) bezeichnet allerdings die Annahme Strasburgers, „daß sich im Subgenus der *Eualchemillae* die Neigung zur Apogamie wiederholt eingestellt haben müßte, unabhängig in verschiedenen Arten, und die Neigung zur Apogamie als eine Auslösung zu betrachten sei, die ein im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung von diesem Subgenus erreichter Zustand veranlaßt habe“, als „kompliziert und dabei wenig fundiert“. Er meint auch, daß „wenige Stellen der Literatur über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich so schlagend wie die vorstehenden Zitate die Unhaltbarkeit der bisherigen Anschauungen über die Ursachen dieser Erscheinungen zeigen“. Ich vermag das aber nicht einzusehen, zumal nicht, nachdem Böös (1917) gezeigt hat, daß auch innerhalb der bisher für ausschließlich normalgeschlechtlich gehaltenen Sektion *Aphanes* der Gattung *Alchemilla* parthenogenetische Arten vorkommen (*Alchemilla orbiculata* Ruiz et Pav. und *Alchemilla vulcanica* Cham. et Schl.). Und auch *Alchemilla Mandoniana* Wedd., eine Vertreterin der dritten Sektion der Gattung, der Sektion *Fockella* Lagerheim, hat ganz untauglichen Pollen (Böös 1917, S. 19), so daß, wie auch Böös annimmt, Parthenogenesis in allen drei Sektionen von *Alchemilla* vorhanden ist.

Das weist doch darauf hin, daß die Neigung zur parthenogenetischen Entwicklung entweder in der ganzen Gattung vorhanden war oder sich unabhängig innerhalb der einzelnen Sektionen und Arten herausgebildet hat. In beiden Fällen brauchten wir für die Parthenogenesis der *Alchemilla gemmia* nicht andere Gründe als für die der anderen Arten heranzuziehen. Dabei ist aber natürlich zuzugeben, daß die Hypothese einer bei der

ganzen Gattung *Alchemilla* vorhandenen „Neigung“ zur Entwicklung parthenogenetischer Fortpflanzung keine Erklärung für das tatsächliche Vorhandensein dieser Vermehrungsweise bei einzelnen ihrer Arten bietet.

2. Antennaria alpina.

Ganz ähnlich wie bei *Alchemilla* liegen die Verhältnisse auch bei der Kompositengattung *Antennaria*. Auch bei dieser gibt es verschiedene Arten, für die Parthenogenesis nachgewiesen worden ist. Am genauesten untersucht ist *Antennaria alpina* (L.) Gaertn. durch Juel (1898), der auch bereits die Möglichkeit eines hybriden Ursprungs der Art erörtert und es als nicht unmöglich bezeichnet hat, daß sie ein Bastard etwa von *Antennaria dioica* und *Antennaria carpathica* sei. Daß Ernst (1918, S. 240ff.) dieser Deutung zustimmend gegenübersteht, ist begreiflich. Er spricht sich allerdings sehr vorsichtig aus und meint, es könne vielleicht als der eine Elter der parthenogenetischen *Antennaria alpina* auch eine normalgeschlechtliche Form von *Antennaria alpina* selbst mit einfacher Chromosomenzahl in Betracht kommen, in welchem Falle die parthenogenetische *Antennaria alpina* als metrokliner Bastard aufzufassen wäre.

Nun hat aber seit Juels Untersuchung die *Antennaria alpina* ihre Sonderstellung innerhalb der Gattung verloren, da eine ganze Reihe von anderen Arten als ebenfalls parthenogenetisch erkannt worden sind. So haben Leavitt und Spalding (1905, p. 105) experimentell die Parthenogenesis der *Antennaria canadensis*, *fallax*, *neodioica* und *Parlinii* erwiesen, und es ist so gut wie sicher, daß auch in der Natur die Fortpflanzung der genannten Arten, soweit sie sich nicht vegetativ vermehren, nur auf diesem Wege erfolgt, da sie diözisch sind und männliche Stöcke von ihnen nur äußerst selten auftreten. Long (1913, p. 120 n. 2) führt für *Antennaria Parlinii* ausdrücklich an: „The extreme rarity of staminate plants would seem to be an actual, demonstrated fact and not one at all to be accounted for by an insufficiency of intensive field-work.“ Unter den als parthenogenetisch erkannten Formen befinden sich auch solche, die der *Antennaria dioica* sehr nahe stehen, wie z. B. *Antennaria groenlandica* Pors. (Porsild 1915, p. 277), die sich nur ganz unbedeutend von *Antennaria dioica* unterscheidet, aber sehr wahrscheinlich parthenogenetisch ist, „male plants never having been found in Greenland although it seems to develop good fruits“. Die von Juel untersuchte Form von *Antennaria dioica* dagegen war ganz normal geschlechtlich.

Da also innerhalb der Gattung *Antennaria* Parthenogenesis auch sonst vorkommt, so ist mit der Vermutung, daß diese bei der Art *alpina* auf Hybridisation beruhe, nicht viel gewonnen. Wir müßten denn annehmen, daß auch die anderen parthenogenetischen Arten Bastarde seien.

Wenn wir das aber tun, dann wird wieder die große Vielgestaltigkeit der parthenogenetischen Arten schwer erklärbar.

Antennaria alpina zerfällt in zahlreiche Kleinarten, die teilweise schwer voneinander zu unterscheiden sind (vgl. z. B. RYDBERG 1910, p. 319ff.; FRIES 1919). Es handelt sich dabei nicht um Standortsmodifikationen, sondern um erbliche Sonderformen (PORSILD 1915, p. 269), die zum Teil, wie z. B. die ostsibirische var. *Frieseana* TRAUTV., mit dem Typus durch zahlreiche Zwischenstufen verbunden sind (PORSILD 1915, p. 269). Sie sind im nordarktischen Gebiete weit verbreitet, und FERNALD und WIEGAND (1911, p. 25), zwei genaue Kenner der Gattung, sind der Ansicht, „that, when better known, *Antennaria alpina* will be found to be a circumpolar species and that many high-northern and alpine plants which have been recently put forward as species will prove to be better treated as geographic varieties or else as subspecies". Alle diese Formen dürften parthenogenetisch sein, da männliche Stöcke sich von vielen gar nicht, von anderen nur äußerst selten finden. In ganz Grönland fehlen männliche *Antennaria*-Pflanzen überhaupt (PORSILD 1915, p. 272), und auch von anderen Standorten sind nur ganz wenige bekannt (Zusammenstellungen von Fundorten geben RYDBERG 1910, p. 321 und FRIES 1919, S. 182).

Wenn nun aber die Art *Antennaria alpina* als F 1-Bastard, der, wie es die ERNSTsche Theorie verlangt, sofort parthenogenetisch war, entstand, dann mußte sie durchaus einförmig sein. Denn es liegt kein Grund dazu vor, anzunehmen, daß die F 1-Generation pleiotyp war. Die ausschließliche Vermehrung aber durch Ausläufer[1]) und durch parthenogenetisch erzeugte Samen hätte zur größten Gleichförmigkeit des ganzen Bestandes führen müssen, sofern nicht vegetative „Mutationen" ihn nachträglich vielförmig gemacht hätten. Da die letztere Hypothese aber auch hier wie bei *Alchemilla gemmia* nichts erklären, sondern nur eine Umschreibung der Tatsachen bedeuten würde, so blieben wieder nur die zwei Möglichkeiten, erstens: daß der eine Elter der *Antennaria alpina* schon ein Bastard war oder beide es waren, und zweitens: daß es sich um sexuelle Abkömmlinge des F 1-Bastardes handelte. In beiden Fällen hätte sich eine vielförmige F 2 bilden müssen. Aber in beiden Fällen erhöbe sich auch die Frage, warum denn die F 2-Formen parthenogenetisch wären, da es doch die F 1-Form nicht gewesen sein konnte, und es schaltete also die Bastardierung als Ursache der Parthenogenesis aus.

Nach alledem scheint mir die Hypothese, daß die Parthenogenesis der *Antennaria alpina* auf ihrer Bastardnatur beruhe, nicht begründet zu sein. Wohl ist es möglich, daß die *Antennaria alpina* ein Bastard ist, vielleicht mit *Antennaria dioica* als einem Elter; aber sie kann kein F 1-Bastard sein. Warum sie parthenogenetisch ist, bleibt durchaus zu er-

[1]) Solche werden wenigstens bei *A. dioica* ausgiebig zur Verbreitung benutzt.

klären. Vielleicht ist die Neigung, parthenogenetisch zu werden, in den Bestand durch *Antennaria dioica* gekommen, bei der sie ohne Zweifel vorhanden ist. Möglich aber auch, daß sich die Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* wie bei anderen Arten selbständig herausgebildet hat. Die Vermutung, daß Bastardierung selbst als unmittelbare Ursache in Betracht komme, führt jedenfalls zu sehr großen Schwierigkeiten.

Einer besonderen Erklärung bedarf bei den parthenogenetischen *Antennaria*-Arten, die alle diözisch sind, das gelegentliche Auftreten von männlichen Stöcken. Juel (1900, S. 14) sieht darin einen „Rückschlag"; Ernst (1918, S. 247) hält die folgenden beiden Annahmen für wahrscheinlicher: „a) Die stellenweise noch vorhandenen männlichen Pflanzen sind auf vegetativem Wege erhalten gebliebene Nachkommen der männlichen Exemplare der F 1-Bastard-Generation, b) innerhalb gemischter Populationen befruchtungsfähiger und apogamer Individuen von *Antennaria alpina* und der anderen an der Bastardierung beteiligten Arten findet der zur Apogamie führende Bastardierungsvorgang stets von neuem an einzelnen Individuen statt und in der entstehenden F 1-Nachkommenschaft sind immer wieder einzelne männliche Individuen des metroklinen Bastardes vorhanden."

Die letztere Annahme, zu der Ernst (1918, S. 245) durch „die aus den Untersuchungsergebnissen an *Chara crinita* gewonnene Fragestellung" geführt worden ist, habe ich schon 1906 ausgesprochen und es als denkbar bezeichnet, „daß es bei *Antennaria alpina* neben der parthenogenetisch gewordenen noch eine sexuell gebliebene, aber im Verschwinden begriffene Rasse gäbe, deren Nachkommen männliche und weibliche Stöcke in vielleicht etwas zugunsten der letzteren verschobenem Prozentsatz lieferten" (Winkler 1906, S. 249; 1907, S. 108), habe aber gleichzeitig darauf hingewiesen, daß „die schlechte Ausbildung des Pollens bei den männlichen Exemplaren darauf hinzudeuten scheint, daß auch sie parthenogenetisch entstanden sind".

Der seitdem erfolgte Nachweis von der Vielgestaltigkeit der Art bringt nun allerdings für diese Deutung gewisse Schwierigkeiten, da männliche Individuen von einer ganzen Anzahl von Unterarten gefunden worden sind, wenn auch immer nur selten. Nur die var. *Frieseana* Trautv., die *Antennaria monocephala* Decandolles, die Juel (1900, S. 13) für eine besondere Art hält, die aber nach Porsild (1915, p. 271) zu *Antennaria alpina* gehört, scheint noch sexuell potent zu sein. Denn Juel fand in männlichen Blüten normalen und reichlichen Blütenstaub. Freilich muß auch noch untersucht werden, ob das für alle Stöcke dieser gerade ganz besonders vielförmigen Varietät gilt. Es müßte also zu allen, oder wenigstens zu den meisten Kleinarten der *Antennaria alpina* amphimiktisch gebliebene Parallelformen geben, und das erhöht gewiß nicht die Wahrscheinlichkeit unserer Annahme.

Entscheidung kann über diese wie über die anderen mit der Partheno-

genesis der *Antennaria alpina* zusammenhängenden Fragen nur das Experiment geben, und es wären Kultur- und Bastardierungsversuche mit den verschiedenen Arten und ihren Formen sehr erwünscht; sie würden ohne Zweifel wichtige Aufschlüsse zeitigen. Jedenfalls scheint mir die Frage hier wie bei *Alchemilla* wesentlich verwickelter zu liegen als Ernst es annimmt, und beide Fälle können meines Erachtens bis auf weiteres nicht als Stützen für seine Theorie verwendet werden.

3. Die triploiden Formen.

In jüngster Zeit ist von verschiedenen Forschern darauf aufmerksam gemacht worden, daß das Verhalten von Formen mit triploiden Chromosomenzahlen vielleicht geeignet ist, für die Lehre von der Entstehung der Parthenogenesis durch Bastardierung wichtige Aufschlüsse zu geben.

So kommt z. B. Rosenberg (1917, S. 198) in seinen sehr wichtigen Untersuchungen über die Cytologie parthenogenetischer *Hieracien* auf Grund seiner Befunde an einer triploiden Form von *Hieracium umbellatum* zu der Annahme, daß ursächliche Zusammenhänge zwischen Bastardierung und Parthenogenesis bestünden.

Bei der Gattung *Hieracium* kommen innerhalb der Sektionen *Pilosella* und *Archieracium* neben sexuellen Arten zahlreiche parthenogenetische vor. Bei den zur Abteilung *Pilosella* gehörigen ist der normale Embryosack immer durch einen aposporen ersetzt, und in den Pollenmutterzellen verläuft die Reduktionsteilung mit Geminibildung. Bei den zur Sektion *Archieracium* gehörigen dagegen wird der Embryosack durch Ausschaltung der Reduktionsteilung diploid und in den Pollenmutterzellen wird die Bildung der Gemini mehr oder weniger ausgeschaltet, bis schließlich (z. B. bei *Hieracium pseudo-illyricum*) die Reduktionsteilung ganz und gar durch eine typische somatische Kernteilung ersetzt ist.

Hieracium umbellatum gehört zur Sektion *Archieracium*. Die Art ist, wie Ostenfeld (1910, S. 251) in Bestätigung der zytologischen Untersuchungen von Juel (1905) durch Kastrationsversuche feststellte, normalgeschlechtlich bis auf eine Form, die var. *linearifolium*, die parthenogenetisch ist. Die sexuellen Formen haben die diploide Chromosomenzahl 18, die var. *linearifolium* aber hat die diploide Chromosomenzahl 27 (Rosenberg 1917, S. 198). Das ist dieselbe Chromosomenzahl, die bei der Mehrzahl der parthenogenetischen *Archieracien* vorkommt; einige haben allerdings auch die diploide Chromosomenzahl 36. Rosenberg bemerkt dazu folgendes: „Diese Tatsache ist bemerkenswert, einerseits weil die apogamen Formen im allgemeinen wenigstens tetraploid sind, andererseits weil die Triploidie der apogamen *Hieracien* gewissermaßen die Entstehung der Apogamie erklärt. Es ist klar, daß triploide Rassen durch eine Kreuzung entstanden sind, und sie können nicht oder nur

schwer auf sexuellem Wege erhalten werden[1]). Die Reduktionsteilung verläuft ja nach dem *Drosera*-Schema und gibt sehr verschiedenchromosomige Sexualzellen. Es ist dann wohl anzunehmen, daß die Apogamie durch eine gewisse Anlagekombination u. dgl. bei der Kreuzung vermittelt wurde."

Rosenberg sieht also in der var. *linearifolium* einen triploiden Bastard, und er dehnt diese Betrachtungsweise auch auf die anderen 27-chromosomigen *Archieracien* aus: „es scheint richtig, wenigstens die mit 27 Chromosomen ausgezeichneten Arten als durch Kreuzung zwischen Keimzellen mit 9 resp. 18 Chromosomen entstanden aufzufassen, und sie können deshalb als triploide Bastarde bezeichnet werden" (l. c., S. 178). Damit ist ihm aber auch erklärt, daß die 27-chromosomigen Formen parthenogenetisch sind.

Ich vermag diese Auffassung nicht zu teilen. Zunächst ist es durchaus nicht ohne weiteres „klar, daß triploide Rassen durch eine Kreuzung entstanden sind". Wenigstens insofern damit die Kreuzung zweier verschiedener Arten oder Rassen gemeint ist. Es könnte sehr wohl bei einem Stock von *Hieracium umbellatum* var. *linearifolium*, ja selbst bei einzelnen Blüten eines Blütenköpfchens etwa diploider Pollen auftreten und ein Korn davon eine normale haploide Eizelle befruchten. Dann entstände, wenn sich die befruchtete Eizelle zum Keimling weiterentwickelte, auch eine triploide Form, und man könnte nicht von einer Hybridisierung reden, oder doch höchstens von der Kreuzung zwischen der diploiden und der tetraploiden Ausprägung von *Hieracium umbellatum* var. *linearifolium*.

Eine so entstandene triploide Form muß aber als solche keineswegs apomiktisch sein. Das beweisen schlagend die triploiden Formen, die ich bei *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* durch Bestäubung der experimentell hergestellten tetraploiden Form mit Pollen der diploiden Stammpflanzen erzeugt habe. Diese hatten ohne Ausnahme die zu erwartenden intermediären Chromosomenzahlen, waren also wirklich triploid; auch kommen bei ihnen allerlei Unregelmäßigkeiten und Störungen bei der Keimzellbildung vor. Aber bei keinem einzigen Individuum zeigte sich auch nur die Neigung zu Parthenogenesis oder einem anderen apomiktischen Vorgang; dagegen waren sie bei künstlicher Bestäubung, manche auch bei Selbstbestäubung wenigstens zum Teil fertil. Das blieb auch in den folgenden Generationen so[2]).

Daraus geht mit voller Sicherheit hervor, daß Triploidie keineswegs notwendig zur Parthenogenesis führt. Wenn *Hieracium umbellatum* var. *linearifolium* im Gegensatz zu den anderen Formen der Art partheno-

[1]) Das ist in dem Sinne gesagt: sie können sich nicht oder nur schwer auf sexuellem Wege erhalten. W.

[2]) Darüber wird später an anderem Orte ausführlich berichtet werden.

genetisch wurde, so mag das damit zusammenhängen, daß bei *Hieracium umbellatum* wie bei anderen Arten der Gattung die Neigung zur Parthenogenesis vorhanden war. Diejenige Form, bei der diese Neigung am stärksten zum Ausdruck kam, mochte gelegentlich diploide Keimzellen ausbilden, und mit deren Vorhandensein wären die Vorbedingungen zur Entstehung der triploiden Varietät gegeben. Daß diese parthenogenetisch ist, würde dann nicht darauf beruhen, daß sie die triploide Chromosomenzahl besitzt, sondern auf der Übertragung der Anlage zur Parthenogenesis durch die diploide Keimzelle. Vielleicht wird eine weitere Untersuchung der Gesamtart *Hieracium umbellatum* ergeben, daß bei ihr auch tetraploide parthenogenetische Formen vorhanden sind. Gibt es ja doch innerhalb der Sektion *Archieracium* an sich Arten, die parthenogenetisch sind und die diploide Chromosomenzahl 36 führen, für die also Triploidie als Erklärungsgrund ihrer Parthenogenesis ausschaltet. Deren Keimzellen sind diploid, und wenn *Hieracium umbellatum* var. *linearifolium* in der Tat ein Artbastard wäre (Ernst 1918, S. 272 erblickt in ihm einen metro- oder patroklinen Bastard), dann käme wohl das normalgeschlechtliche *Hieracium umbellatum* als weiblicher, eine der tetraploiden parthenogenetischen Archieracien als männlicher Elter in Betracht. Von dem letzteren wäre dann die Tendenz zur parthenogenetischen Entwicklung auf den Bastard übertragen worden. Diese Deutung, daß nicht die Triploidie bzw. deren Entstehung durch eine Bastardierung Ursache der Parthenogenesis bei *Hieracium umbellatum* var. *linearifolium* ist, sondern die Neigung zu parthenogenetischer Fortpflanzung innerhalb der Gattung, scheint mir insofern bis auf weiteres wahrscheinlicher zu sein, als innerhalb anderer Gattungen, bei denen keine solche Tendenz vorhanden ist, triploide Formen nicht apomiktisch geworden sind, wie das die triploiden *Solana* beweisen. Dabei verhehle ich mir natürlich nicht, daß die Annahme einer „Neigung" zur Parthenogenesis keine Erklärung für das tatsächliche Vorhandensein dieser Fortpflanzungsweise liefern kann[1]).

Übrigens muß Rosenberg (1917, S. 199) zur Erklärung der Parthenogenesis triploider Rassen noch die Sonderannahme machen, „daß die Apogamie durch eine gewisse Anlagekombination u. dgl. bei der Kreuzung vermittelt wurde". Dem könnte ich zustimmen, wenn damit gemeint

---

[1]) Inwieweit der im Text angedeutete Gedankengang auch auf die anderen Archieracien mit der Chromosomenzahl 27 anwendbar ist, soll hier nicht untersucht werden. Ich will nur kurz daraufhinweisen, da Rosenberg diese Möglichkeit nicht mit erörtert, daß bei denjenigen Arten, bei denen die Reduktionsteilung sowohl bei der Embryosack- wie bei der Pollenbildung durch somatische Kernteilung ersetzt ist, generative Parthenogenesis vorliegen könnte. Dann wäre 27 die haploide Chromosomenzahl der betreffenden Arten. Damit soll keine Hypothese aufgestellt, sondern nur ein Gedanke berührt werden, er bei der Erörterung jedenfalls mit berücksichtigt werden sollte.

wäre, daß es sich eben um die Übermittlung der Anlage zur parthenogenetischen Entwicklung von dem einen Elter oder von beiden auf den Bastard handelte, nicht aber bis auf weiteres in dem Sinne, daß durch eine gewisse Kombination der Anlagen überhaupt bei der Bastardierung zweier verschiedener Arten die Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung geschaffen würde. Dafür fehlt jeder Beweis.

In einer etwas bestimmteren Fassung ist eine ähnliche Anschauung vermutungsweise kürzlich von Holmgren (1919, S. 112) geäußert worden. Er sagt: „Es liegt nahe — mag man sich auf den Standpunkt der Bastardierungshypothese stellen oder nicht — anzunehmen, daß die Tendenz zu apogamer Entwicklung als erblicher Faktor in den Geschlechtszellen vorhanden ist und zwar irgendwie mit dem weiblichen Geschlechtsfaktor verkoppelt. Diese Tendenz kann vielleicht nicht im gewöhnlichen haploiden Eikern zur Geltung kommen; es wäre dagegen nicht undenkbar, daß sie, in einer diploiden Eizelle zweifach vertreten, die apogame Entwicklung bewirken könnte. Diese Betrachtungsweise stimmt ja auch mit gewissen Befunden der experimentellen Vererbungslehre überein."

Aber einer allgemeinen Anwendbarkeit dieser Hypothese widersprechen durchaus die experimentellen Forschungen, die zur künstlichen Erzeugung diploider Eizellen bei Moosen und bei *Solanum*-Arten geführt haben: diese diploiden Eizellen waren keineswegs zu parthenogenetischer Entwicklung befähigt, sondern befruchtungsbedürftig und befruchtungsfähig. Überdies steht die Holmgrensche Hypothese auch nicht im Einklang mit der von Holmgren selbst so sehr betonten Ansicht von der Bastardnatur triploider parthenogenetischer Pflanzen. Denn diese können entweder durch die Verschmelzung einer diploiden Eizelle mit einem haploiden Pollenkern oder durch Befruchtung einer haploiden Eizelle durch einen diploiden Pollenkern entstanden sein. Im ersteren Falle müßte die Eizelle an sich zu parthenogenetischer Keimbildung befähigt sein, da sie ja den Parthenogenesis-Faktor doppelt besäße, und also einer diploiden parthenogenetischen Form den Ursprung geben; wenn sie trotzdem befruchtungsfähig bliebe, so konnte wohl eine triploide Form auf dem angegebenen Wege erzeugt werden, aber sie brauchte keineswegs einBastard zu sein, und wenn sie einer war, dann wäre jedenfalls die Bastardierung nicht Ursache ihrer Parthenogenesis. Im letzteren Falle aber konnte überhaupt keine Parthenogenesis eintreten, da die haploide Eizelle ja die Tendenz, sich parthenogenetisch zu entwickeln, nur einmal besaß, und durch den diploiden männlichen Kern keine Verdoppelung des Parthenogenesisfaktors erfolgen konnte, da dieser ja mit dem weiblichen Geschlechtsfaktor verkoppelt sein soll. —

Ich erwähnte eben, daß Holmgren die Ansicht verteidigt, die parthenogenetischen Triploidformen seien Bastarde. Er stützt sich dabei auf seine Untersuchungen über verschiedene *Erigeron*- und *Eupatorium*-Arten, grundsätzlich aber auf einen Gedankengang, dessen Anwendbarkeit

mir in mancher Hinsicht anfechtbar erscheint. Es wird nämlich auf die Bastardnatur bestimmter Pflanzen, soweit nicht einwandfreie morphologische Merkmale ihre Zwischenstellung darlegen, aus dem Vorhandensein intermediärer Chromosomenzahlen geschlossen.

An sich ist die Stellung, die Holmgren gegenüber der Bastardierungshypothese der Parthenogenesis einnimmt, eine sehr kritische, und ich stimme ihm durchaus bei, wenn er (Holmgren 1919, S. 8) erklärt, die durch neuere cytologische Arbeiten nahe gelegte Vermutung, die parthenogenetischen Pflanzen seien in vielen Fällen als Bastarde zu betrachten, berechtige uns nicht, „die Bastardierung für die Entstehung der Apogamie verantwortlich zu machen oder mit anderen Worten in der Bastardierung die Ursache der Apogamie zu sehen. Um einen solchen Erfolg zu erreichen, sind andere Methoden als die cytologischen erforderlich. Für die Cytologie gilt es vielmehr in erster Linie, die noch lange nicht geklärte Frage zu behandeln, in welcher Ausdehnung die apogamen Arten als Bastarde zu betrachten seien. Wenn es sich nämlich zeigte, und dies dürfte gegenwärtig nicht ganz ausgeschlossen sein, daß Beispiele von Apogamie ohne Verbindung mit Hybridismus vorkommen können, so müssen wir für diese Fälle eine andere Ursache als die Bastardierung suchen. Aber wenn es sich auch feststellen ließe, daß Möglichkeiten überall vorlägen, die apogamen Arten als Bastarde zu deuten, so haben wir damit doch keinen wirklichen Beleg für die Ursache der Apogamie, denn die Bastardierung kann sehr wohl ein bedeutungsvolles Moment sein bei der Entstehung der apogamen Formen und vielleicht sogar eine Voraussetzung dafür, ohne daß jedoch ein eigentliches Kausalverhältnis zwischen den beiden Erscheinungen bestände.“ Dieser Stellungnahme entsprechend will Holmgren in seiner Arbeit über *Erigeron* und *Eupatorium* nur prüfen, ob die zytologischen Bilder einen hybriden Ursprung der parthenogenetischen Arten innerhalb beider Gattungen andeuten. Bei der Bejahung dieser Frage aber kommt eben die Methode in Anwendung, die ich, wie eben bemerkt, für nicht einwandfrei halte.

Erigeron cfr. annuus ist, wie Holmgren fand, parthenogenetisch, bildet aber anscheinend normalen Pollen aus. Die somatische Chromosomenzahl ist 27, und da bei anderen *Erigeron*-Arten „als Grundzahl der Gattung die Zahl 9 festgestellt“ worden ist, soll *Erigeron cfr. annuus* nach Holmgren (1919, S. 18) „als triploide Form anzusprechen“ sein. Zur Erklärung des Zustandekommens dieser Triploidie wäre „die eingehende zytologische Kenntnis der nächstverwandten Formen vonnöten, und in dieser Hinsicht wissen wir nichts. Nichtsdestoweniger scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß die somatische Zahl 27 bei *Erigeron cfr. annuus* durch Kreuzung einer tetraploiden und einer diploiden Form entstanden sei“ (l. c., S. 36). Dazu sei angeführt, daß die bisher bei *Erigeron*-Arten gefundenen diploiden Chromosomenzahlen sind: 18, 26, 27, 36, 52 und 54[1].

[1] Die 54-chromosomige Art, *E. bonariensis*, ist sexuell. Da bei ihr 27 als

Es wird also daraus, daß die Chromosomenzahl 27 in der Mitte zwischen den auch bei der Gattung vorkommenden Zahlen 18 und 36 steht, auf die Bastardnatur des *Erigeron cfr. annuus* geschlossen, wobei allerdings noch auf gewisse Unregelmäßigkeiten und Besonderheiten bei der Keimzellbildung hingewiesen wird, die freilich auch bei Nichtbastarden in ähnlicher Weise sich finden können.

Holmgren (1919, S. 43) stellt ferner die Chromosomenzahlen der bisher untersuchten *Daphne*-Arten zusammen, von denen *Daphne odora* als haploide Chromosomenzahl 14 aufweist, während die vier anderen Arten je 9 haben. „Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß *Daphne odora* möglicherweise als eine triploide Form anzusprechen ist, da ihre berechnete somatische Zahl mit derjenigen fast ganz übereinfällt, die sich durch Verdreifachung der Grundzahl der Gattung ergibt. Schon die Chromosomenzahl deutet also darauf hin, daß diese Art hybrider Natur sein könnte. Und der Umstand, daß das studierte Exemplar steril war, macht diese Vermutung noch wahrscheinlicher.“ Es scheint ihm des weiteren, „als ob *Eupatorium glandulosum*, bei dem die unreduzierte Zahl der Chromosomen 51 ist, während die haploide Zahl der beiden naheverwandten Formen *Eupatorium ageratoides* und *Purpusi* 17 ist, als ein ursprünglich triploider Bastard aufzufassen sei“ (l. c., S. 82). *Eupatorium glandulosum* ist parthenogenetisch, die beiden anderen Arten sind sexuell. Er berichtet endlich, daß bei den bislang untersuchten Rassen von *Musa sapientium* sich als haploide Chromosomenzahlen die Zahlen 9, 11—12, 16, 16 und 24 finden. „Die jetzt vorliegenden Tatsachen erlauben uns ebenso gut, die Form [mit 11—12 Chromosomen] als einen primären triploiden Bastard zu deuten, der entweder durch dispermatische Befruchtung oder durch Kreuzung zwischen einer diploiden und einer tetraploiden Form entstanden sein kann. Die somatische Chromosomenzahl müßte unter diesen Umständen 24 sein“ (l. c., S. 44). Und schließlich sei angeführt, daß auch Ernst gelegentlich ähnlich schließt: „Von den bis jetzt bekannten apogamen Angiospermen könnte, bei Annahme von Bastardierung als Ursache der Apogamie, *Taraxacum officinale* durch eine dispermatische Bastardbefruchtung entstanden sein. *Taraxacum platycarpum* und *confertum* z. B. haben 8 Chromosomen in haploiden Kernen. Triploide Kerne müßten 24 Chromosomen führen und in der Tat besitzt *Taraxacum officinale* in somatischen Zellen 20—30 Chromosomen“ (Ernst 1918, S. 353).

Alle diese Ableitungen und die daraus gefolgerten Schlüsse scheinen mir nun sehr wenig zwingend zu sein. Dazu wissen wir doch wohl noch zu wenig von den tatsächlich vorhandenen Chromosomenzahlen und ihrem Zustandekommen. Wo artenreiche Gattungen untersucht worden

---

haploide Chromosomenzahl vorkommt, so wäre zu erwägen, ob nicht bei *E. cfr. annuus* generative Parthenogenesis vorliegt, zumal die Reduktionsteilung in beiden Geschlechtern ausgeschaltet ist.

sind, hat es sich häufig herausgestellt, daß recht verschiedene Chromosomenzahlen bei ihnen vorkommen, und es fehlen dabei zunächst in den meisten Fällen alle Anhaltspunkte dafür, daß etwa die zwischen zwei Zahlen intermediären Chromosomenzahlen durch Bastardierung von höher- und niedrigerchromosomigen Arten entstanden seien. So gibt es z. B. nach Tahara (vgl. Winge 1917, p. 166) innerhalb der Gattung *Chrysanthemum* Arten mit je 9, 18, 27, 36 und 45 als haploider Chromosomenzahl; bei *Carex* finden sich die haploiden Chromosomenzahlen 8, 16, 24, 32, 37 und 52. Wir wissen nicht, wie diese verschiedenartigen Chromosomenzahlen entstanden sind, und ob es sich nicht bei ausgedehnteren Untersuchungen herausstellen wird, daß eine noch viel größere Mannigfaltigkeit herrscht. Auf Bastardierung als die Ursache des Zustandekommens intermediärer Zahlen könnten wir doch aber nur dann mit einiger Sicherheit schließen, wenn auch morphologische und sonstige Gründe den Schluß rechtfertigten oder unterstützten. Solche fehlen aber für die von Holmgren und Ernst angeführten Beispiele bis jetzt durchaus.

So sagt z. B. Holmgren für *Erigeron unalaschkensis*, eine Art, die zwar nicht parthenogenetisch, sondern normalgeschlechtlich, aber im Vergleich zu dem nahestehenden *Erigeron eriocephalus* tetraploid ist: „In diesem Falle, wie in so vielen anderen, wo die Chromosomenverdoppelung als durch Bastardierung entstanden angesehen werden kann, dürfte es nicht leicht sein, die Elternarten kenntlich zu machen, die ja außerdem nach dem Zeitpunkt der Bastardierung verändert oder sogar ausgestorben sein können“ (Holmgren 1919, S. 34). Und ebenso heißt es im Hinblick auf die „berechtigte“ Arbeitshypothese eines triploiden Ursprungs gewisser Arten: „Elternformen lassen sich natürlich unter den jetzt lebenden Arten ebensowenig für die untenerwähnten wie für die obenerwähnten Fälle auffinden“ (l. c., S. 45). Auch Winge (1917, p. 199), nach dessen Überzeugung „most of the species exhibiting ‚double‘ chromosome numbers [d. h. also tetraploide Arten] are hybrids“, erklärt: „It is perhaps not so easy to point out, in concrete instances, the parent species whence such ‚double‘ species are derived; the latter may even have altered since the time of their formation.“ Unter diesen Umständen aber schweben doch die Bestrebungen, Pflanzen mit intermediären oder polyploiden Chromosomenzahlen zu Bastarden zu erklären, lediglich weil sie eben mittlere oder vielfache Chromosomenzahlen besitzen, vollständig in der Luft.

Das ist in verstärktem Maße der Fall, wenn die tatsächlich beobachteten Chromosomenzahlen auch noch zugunsten der Hypothese willkürlich zurechtgestutzt werden. Bei vier *Daphne*-Arten haben Strasburger und Osawa die haploide Chromosomenzahl 9 gefunden, bei *Daphne odora* aber fand Osawa die Zahl 14. Flugs wird daraufhin die letztgenannte Art von Holmgren (1919, S. 43) als triploide Art hybriden Ursprungs angesprochen, „da ihre berechnete somatische Zahl mit der-

jenigen fast zusammenfällt, die sich durch Verdreifachung der Grundzahl der Gattung ergibt"! Es wird also einfach 28 = 27 gesetzt und dann behauptet: „Schon die Chromosomenzahl deutet also darauf hin, daß diese Art hybrider Natur sein könnte." Und das, obwohl Osawa ausdrücklich angibt — was auch Holmgren selber anführt —: „there is no description or reason to believe, that the plant is produced by crossbreeding". Angesichts dieser Lage der Dinge sind meines Erachtens die Sterilität der *Daphne odora* und die karyokinetischen Besonderheiten bei ihrer Pollenentwicklung, auf die sich Holmgren beruft, keine genügenden Gründe, um die Annahme eines hybriden Ursprungs der Art und ihre Triploidie zu stützen.

Ähnlich liegen die Dinge auch bei *Wikstroemia indica* (L.) C. F. Mey. Von dieser parthenogenetischen Thymeläacee hatte ich als haploide Chromosomenzahl 26 angegeben (Winkler 1906, S. 225), was von Strasburger (1909, S. 56) bestätigt wurde. Später gab Strasburger (1910, S. 401) aber an, 26 sei wohl die am häufigsten vorkommende Zahl, aber nicht die allein zu beobachtende; sie könne vielmehr zwischen 23 und 29 schwanken. Ich möchte demgegenüber nochmals betonen, daß ich in allen überhaupt zuverlässig zählbaren Kernplatten ohne Ausnahme immer nur 26 Chromosomen gefunden habe, so daß es sich bei den von Strasburger beobachteten Abweichungen jedenfalls nur um recht seltene Ausnahmefälle handeln kann. Ihre Deutung bleibe dahingestellt. Strasburger selbst aber und später Tischler und Ernst haben diese Beobachtung von Zahlenschwankungen zu einem Erklärungsversuch für das Zustandekommen der Chromosomenzahl der *Wikstroemia indica* benutzt, der mir unzulässig erscheint. Strasburger (1910, S. 402ff.) schreckt vor der Hypothese nicht zurück, daß zunächst auch *Wikstroemia indica* wie z. B. *Wikstroemia canescens* die haploide Chromosomenzahl 9 besessen haben müsse, und daß „aus gegebenen Gründen" in einem befruchteten Ei eine Verdoppelung der Chromosomenzahl auf 36 stattgefunden habe, so daß eine tetraploide Form entstanden sei. Bei dieser habe sich der gleiche Vorgang wiederholt, einer oktoploiden Form den Ursprung gebend, deren haploide Chromosomenzahl also 36 gewesen sein müßte. Da nun aber bei der jetzt vorhandenen *Wikstroemia indica* nicht die haploide Zahl 36, sondern 23—29 zu beobachten ist, so wird einfach angenommen, daß die Zahl 36 „im Laufe der Zeiten auf die jetzt zu beobachtenden Zahlen zurückgegangen sei" (S. 406)! Man wird zugeben, daß es besser ist, gar keine Erklärung für die Chromosomenzahlen der parthenogenetischen Pflanzen zu geben als eine solche, die ganz willkürliche Annahmen macht und dann doch nicht zu der geforderten Zahl führt.

Tischler (1915, S. 227) und Ernst (1918, S. 354) suchen die Erklärung in einer dispermatischen Befruchtung bzw. Bastardierung der ursprünglich 9-chromosomigen *Wikstroemia indica.* Beide setzen voraus, daß *Wikstroemia indica* im Vergleich zu der *Wikstroemia canescens*

hexaploid sei: *Wikstroemia canecsens* hat die haploide Chromosomenzahl 9, *Wikstroemia indica* sollte also die haploide Chromosomenzahl 27 haben. Es sind aber nur 26 vorhanden, und es wird also wieder der Theorie zuliebe 26 = 27 gesetzt, was in diesem Falle selbst dann unzulässig wäre, wenn Strasburgers Angaben über Schwankungen der haploiden Chromosomenzahl richtig sein sollten. Denn zu erklären ist doch eben das Vorkommen der Zahl 26, die ja selbst nach Strasburger die normale und die weitaus am häufigsten vorkommende ist, nicht aber das Vorkommen der nur in verschwindenden Ausnahmefällen zu beobachtenden Zahl 27. Und auch bei der Voraussetzung dispermatischer Befruchtung, die an sich noch etwas höchst Dunkles[1]) ist, muß die weitere Hilfsannahme gemacht werden, daß nachher zwei triploide Kerne miteinander verschmolzen seien, „somit ein Ausbleiben der Reduktion oder etwas Ähnliches, das die Chromosomenzahl auch in den Sexualzellen triploid beläßt" (Tischler 1915, S. 228) oder einfach eine „einmalige Verdoppelung der dem Zygotenkern anfänglich zukommenden triploiden Chromosomenzahl" (Ernst 1918, S. 354).

Mit einer solchen Häufung von Annahmen, die, selbst wenn sie wirklich einstigen Ereignissen entsprechen sollten, doch nicht zur beobachteten, sondern zu einer von ihr abweichenden Chromosomenzahl führten, ist offenbar sehr wenig gewonnen. Jedenfalls kann darin auch nicht einmal ein Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Bastardnatur der *Wikstroemia indica* gefunden werden.

Dazu kommt noch ein Weiteres, auf das im folgenden Teile dieses Abschnittes noch näher einzugehen sein wird: durch eine Verdoppelung, Verdreifachung oder Versechsfachung der Chromosomenzahl kann an sich keine neue Art mit abweichenden Eigenschaften entstehen, sondern nur eine andere Ausprägung der ursprünglichen Art. Das haben die experimentell hergestellten polyploiden Formen von *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* wohl sicher bewiesen (vgl. Winkler 1916, S. 507ff.). Durch Versechsfachung des haploiden Chromosomensatzes von *Wikstroemia canescens*, in der Strasburger (1910, S. 401) die Stammart der *Wikstroemia indica* erblicken möchte, würde also nicht diese Art, sondern nur eine hexaploide Form von *Wikstroemia canescens* entstehen. Um das Auftreten abweichender Eigenschaften bei *Wikstroemia indica*

---

[1]) Selbst wenn nachweislich mehr als ein Pollenschlauch seinen Inhalt in den Embryosack ergießt, sind noch keineswegs die Vorbedingungen für eine di- oder polyspermatische Befruchtung gegeben. Frisendahl (1912, S. 49) berichtet z. B., daß er bei *Myricaria germanica* Desv. sogar einmal sechs Spermakerne in einem Embryosack gefunden habe und bildet einen Fall ab, „wo die Doppelbefruchtung gerade stattgefunden hat. Außerdem erblickt man zwei andere Spermakerne, von denen der eine eben aus der gefüllten Synergide heraustritt, der andere neben dem Polkern liegt, der schon einen männlichen Kern empfangen hat. Es ist interessant zu beobachten, daß der betreffende Polkern den zweiten Spermakern nicht aufnimmt, sondern seine Wand an der Stelle, wo er anliegt, einstülpt".

gegenüber *Wikstroemia canescens* verständlich zu machen, müßte man daher schon die Hypothese der Bastardierung zu Hilfe nehmen, die aber vorerst völlig in der Luft schweben würde. Denn mit ihrer Zuhilfenahme erhebt sich die Verpflichtung, die vermeintlichen Eltern nachzuweisen; und da wird hier wie in den meisten anderen Fällen nichts anderes übrig bleiben als die Flucht zu „ausgestorbenen" oder „inzwischen veränderten" Arten.

Nach alledem ist offensichtlich bei Rückschlüssen von der Chromosomenzahl auf die Bastardnatur einer Pflanze die allergrößte Vorsicht geboten, und wenn also etwa eine parthenogenetische Pflanze scheinbar triploide Chromosomenzahl besitzt, so kann sie, falls keine anderen Anzeichen für ihre Bastardnatur vorliegen, nicht ohne weiteres zugunsten der Bastardierungshypothese der Parthenogenesis ins Feld geführt werden. Wie die „triploide" Chromosomenzahl zu erklären ist, bleibt dahingestellt und muß in jedem einzelnen Falle besonders untersucht werden. Jedenfalls gilt es keineswegs grundsätzlich, daß sie, wo sie wirklich vorkommt, „nicht gut anders als durch Kreuzung erklärt werden kann" (Holmgren 1919, S. 103 im Hinblick auf *Eupatorium glandulosum*). Dispermatische Befruchtung, das Auftreten von diploiden Keimzellen und Embryobildung aus Endospermzellen sind z. B. Möglichkeiten, die unabhängig von jeder Bastardierung eintreten könnten, und von denen jede zur Entwicklung eines triploiden Keimlings führen müßte.

Auch die Parthenogenesis der „Triploiden" also kann m. E. nicht als Beweismittel für die Bastardierungshypothese benutzt werden.

Eine Prüfung einiger der wichtigsten Vorkommnisse, auf die sich die Bastardierungshypothese der Parthenogenesis beruft (*Chara*, *Alchemilla*, *Antennaria*, die triploiden Formen) ergibt also, daß die Theorie nicht genügend gestützt erscheint. Dieser Eindruck wird noch wesentlich verstärkt, wenn wir die tierische Parthenogenesis hinzunehmen, auf die Ernsts Theorie nicht ausdehnbar ist. Wenn wir daher dazu kommen, die Theorie abzulehnen, so soll damit nun keineswegs etwa behauptet werden, daß zwischen Parthenogenesis und Bastardierung keinerlei Beziehungen bestünden. Auch soll keineswegs geleugnet werden, daß sehr wohl eine ganze Anzahl der bisher als parthenogenetisch bekannten Pflanzen Bastarde sein können. Es soll nur festgestellt sein, daß der Beweis dafür bisher noch in jedem Falle aussteht. Ohne Zweifel wird es auch weiterhin eine sehr wichtige Aufgabe der Parthenogenesis-Forschung bleiben, zu untersuchen, ob eine parthenogenetische Pflanze ein Bastard ist oder nicht. Aber es wird dabei — mehr als es bisher gelegentlich geschah — die strengste Kritik anzuwenden sein, und wenn der Nachweis für einen bestimmten Fall erbracht ist, so wird man sich sowohl vor Verallgemeinerungen für andere Fälle wie vor der Schlußfolgerung hüten müssen,

daß mit dieser Feststellung irgend etwas über die Ursache der Parthenogenesis bei der betreffenden Pflanze nachgewiesen sei.

Selbst wenn es sich herausstellen sollte, daß viele oder sogar die Mehrzahl der parthenogenetischen Pflanzen Bastarde wären, selbst dann wäre der Schluß noch nicht gerechtfertigt, daß ihre Bastardnatur die apomiktische Fortpflanzungsweise verursacht habe. Denn es wäre, wie das ja auch Holmgren in der oben angeführten Stelle (vgl. S. 153) andeutet, sehr wohl möglich, daß durch die Bastardierung nur die Vorbedingungen geschaffen würden, die es den die Parthenogenesis selbst erst bewirkenden Faktoren ermöglichten oder erleichterten, ihren Einfluß mit Erfolg auszuüben. Die Bastardierung wäre dann nicht die Ursache für die Parthenogenesis, sondern sie würde nur Bedingungen schaffen, die den Eintritt der Parthenogenesis erleichterten, die aber auch bei Nichtbastarden eintreten und hier durch andere Faktoren hergestellt werden könnten. Daß eine notwendige ursächliche Beziehung zwischen beiden Erscheinungen jedenfalls nicht besteht, ergibt sich daraus, daß im Tier- und Pflanzenreiche sehr zahlreiche Bastarde bekannt sind, die nicht parthenogenetisch, überhaupt nicht apomiktisch geworden, sondern geschlechtlich geblieben sind. Bastardierung muß also nicht zur Apomixis führen, und auch dieser Umstand macht es wahrscheinlich, daß sie, wenn in ihrem Gefolge einmal Apomixis auftritt, nicht unmittelbar an deren Zustandekommen beteiligt ist.

Wie dem auch sei, die Beziehungen zwischen Bastardierung und Parthenogenesis bedürfen noch durchaus der Klärung, und bis sie erfolgt ist, müssen wir die Theorie, daß Bastardierung ganz allgemein die Ursache der Parthenogenesis und anderer apomiktischer Fortpflanzungsarten sei, als nicht genügend begründet ablehnen.

B. Uber die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Chromosomenzahl.

Mehrfach und nach verschiedenen Gesichtspunkten hat man versucht, das Vorhandensein von Parthenogenesis in ursächliche Beziehungen zu den Zahlenverhältnissen der Chromosomen zu bringen. Dabei sind zwei Fragen getrennt zu behandeln, die nicht immer mit genügender Schärfe auseinander gehalten werden: einmal die Frage, ob die Tatsache, daß bei somatischer Parthenogenesis die Eizelle im Vergleich zur Eizelle der sexuellen Individuen derselben Art diploid ist, mit ihrer Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung in ursächlichem Zusammenhange steht, und zweitens die Frage, warum bei parthenogenetischen Pflanzen häufig eine im Vergleich zu verwandten sexuellen Arten erhöhte Chromosomenzahl auftritt.

Die erstgenannte Ansicht, daß der Besitz der diploiden Chromosomenzahl, wie sie sonst erst durch die Befruchtung geschaffen wird, dem di-

ploiden Ei der parthenogenetischen Gewächse die Entwicklungsfähigkeit verliehe, ist bekanntlich vor allem von Strasburger vertreten worden. Euler (1909, S. 277) hat dann die parthenogenetische Entwicklung unmittelbar als „Funktion der Kernmasse der Eizelle" bezeichnet. Nach ihm ist das Wesentliche bei der Befruchtung die Vermehrung der Kernsubstanz im Ei, wodurch die einer Kernteilung entgegenwirkende Oberflächenenergie des Kernes auf einen geringeren Wert herabgesetzt werden soll; bei parthenogenetischen Eiern soll, da sie diploid seien, dieser Wert von vornherein im richtigen Ausmaß bestehen. Ähnlich vermutet Stauffacher (1911, S. 102) einen Zusammenhang zwischen dem Nukleinreichtum des Eikernes und der Neigung zur Parthenogenesis. „Ein weiblicher Geschlechtsapparat, wie wir ihn bei *Helleborus*, *Leucojum* etc. angetroffen, der selbst bedeutende Mengen von Nuklein führt, ist zur weiteren Entwicklung seines Inhaltes, glaube ich, nicht unbedingt auf einen Anstoß von Außen angewiesen; er trägt die Bedingungen zur Zellvermehrung vielmehr in sich und muß dadurch zur spontanen Samenbildung neigen. Die vielen Fälle natürlicher Parthenogenesis bei Pflanzen bestätigen, so will mir scheinen, meine Anschauung und ich bin je länger je mehr davon überzeugt, daß der spontane Samenansatz bei Pflanzen eine viel größere Rolle spielt, als man dies bis jetzt angenommen." Auch v. Derschau (1914, S. 236) teilt diese Anschauung.

Demgegenüber habe ich mehrfach (Winkler 1906, S. 237; 1907, S. 114) betont, daß das Vorhandensein des einfachen oder des doppelten Chromosomensatzes in einer Zelle mit ihrer Entwicklungsfähigkeit an sich nichts zu tun hat. Seither ist die Richtigkeit dieser Auffassung wohl endgültig dadurch erwiesen worden, daß es gelang, bei Moosen (Marchal 1909; 1911) und bei *Solanum*-Arten (Winkler 1916) experimentell diploide Eizellen herzustellen, deren Befruchtungsbedürftigkeit ebenso unleugbar ist wie ihre Befruchtungsfähigkeit. Und nach Kusano (1915) kommen bei der Orchidee *Gastrodia elata* nicht selten neben den normalen haploiden Eizellen solche mit der diploiden Chromosomenzahl vor, bei deren Ausbildung die Reduktionsteilung unterdrückt wird. Diese Eier sind aber nicht entwicklungsfähig; ja, es konnte im Gegenteil beobachtet werden, daß mehrfach die haploiden Eier Ansätze zu parthenogenetischer Entwicklung zeigten, niemals dagegen die diploiden. Aus alledem ergibt sich der Schluß: „wenn das Ei der somatisch parthenogenetischen Pflanzen sich als entwicklungsfähig erweist, so kann der Umstand, daß sein Kern mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattet wurde, nicht das Moment sein, dem diese Entwicklungsfähigkeit zu verdanken ist, sondern es muß durch irgend einen anderen Faktor bewirkt werden. Damit aber befindet sich das diploide Ei in derselben Lage wie das haploide, nur daß bei ihm die mangelnde Entwicklungsfähigkeit nicht durch die Befruchtung, sondern durch etwas Anderes hergestellt wird" (Winkler 1907, S. 114). Damit soll und kann natürlich keineswegs geleugnet werden,

daß das Ausbleiben der Reduktionsteilung und die dadurch bewirkte Diploidchromosomigkeit des Eies mit der Parthenogenesis zusammenhängen. Nur nicht in dem Sinne, daß diese durch jene Umstände bewirkt würde. Sondern offenbar ist dieselbe Gruppe von Ursachen für die eine wie die andere Erscheinung maßgebend.

Übrigens ist es an sich nicht als unbedingt nötig anzusehen, daß zur Ermöglichung parthenogenetischer Vermehrung bei höheren Pflanzen die Eizelle diploid sein müsse. Auch generative Parthenogenesis ist denkbar, wenn auch bisher noch kein Beispiel dafür bekannt ist. Die einzige Angiosperme, bei der man sie auf Grund der bisherigen Untersuchungen etwa vermuten könnte[1]), wäre die Saururacee *Houttuynia cordata* Thunb., bei der Shibata und Miyake (1908, p. 142) fanden, daß die Chromosomen bei der Teilung der Pollenmutterzellen nicht in Paaren liegen, und daß die ganze Tetradenteilung ohne Reduktion verläuft. Die Pflanze unterscheidet sich dadurch von allen anderen parthenogenetischen Angiospermen, und ihr eigenartiges Verhalten wäre verständlich, wenn bei ihr generative Parthenogenesis vorläge, die ganze Entwicklung also mit dem haploiden Chromosomensatz durchgemacht würde, dessen alleiniges Vorhandensein natürlich die Reduktion ausschließen müßte. Aber Shibata und Miyake geben (l. c., p. 143) an — allerdings mit Vorbehalt —, daß sie gelegentlich bei der Embryosackentwicklung Reduktion beobachtet hätten, und überdies ist die Zahl der Chromosomen so hoch (52—56), daß man sie schwer für haploid ansehen kann, zumal bei einer anderen Saururacee, nämlich bei *Saururus cernuus* L., als haploide Chromosomenzahl 10 angegeben wird (Taeckholm und Soederberg 1918, S. 196). —

Wesentlich schwieriger zu beantworten ist die zweite der eingangs erwähnten Fragen, die nach den Beziehungen zwischen den Chromosomenzahlen der parthenogenetischen Pflanzen zu denen der nächstverwandten geschlechtlich gebliebenen Arten. Vergleichende Zusammenstellungen solcher Chromosomenzahlen finden sich z. B. bei Gates (1915, p. 197ff.), Ernst (1918, S. 321ff.) und Holmgren (1919, S. 104f.). Aus ihnen ergibt sich, daß sich bei parthenogenetischen Pflanzen durchaus nicht immer, aber doch auch nicht selten, höhere Chromosomenzahlen finden, als bei anderen Arten derselben Gattung, die nicht parthenogenetisch sind: sie sind im Vergleich zu ihnen polyploid. Das hat manche Forscher veranlaßt, zu vermuten, daß kausale Beziehungen zwischen der Fortpflanzungsweise und der „erhöhten" Chromosomenzahl bestünden. Doch neigt man neuerdings (Ernst 1918, S. 319ff.; Holmgren 1919, S. 106) mehr dazu, solche Beziehungen abzulehnen, „besonders unter Hinweis auf die vielen Formen, welche trotz der verdoppelten Chromosomenzahl ihre Sexualität behalten haben" (Holmgren l. c.).

[1]) Man vgl. auch die Hinweise auf die Archieracien und *Erigeron* oben S. 151 und 153, und die Angaben von Rosenberg (1912) über die Komposite *Chondrilla juncea* L.

In eigentümlicher Weise hat neuerdings Winge (1917) die Anschauung, daß gewisse Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Parthenogenesis bestünden, mit der Bastardierungshypothese verquickt, zu deren Aufstellung er gleichzeitig mit Ernst und unabhängig von ihm gekommen ist. Er sagt zwar klar und deutlich (l. c., p. 206): „I cannot regard the ‚Vervielfältigung' of a previously existent number of chromosomes as phylogenetically important in itself, nor can I accept it as being the cause of apogamy." Aber er legt doch den größten Wert darauf, daß „with regard to the apogamous species, the chromosome number here is, as we know, generally just twice that of the related normally sexed species" (l. c., p. 199). Diese Verdoppelung der Chromosomenzahl beruht seiner Ansicht nach auf einer Bastardierung und einer durch sie bedingten „indirekten Chromosomenbindung": wegen ihrer weniger ausgesprochenen Harmonie sollen die Chromosomen bei der Gametenbildung nicht mehr paarweise miteinander sich verbinden, sondern nebeneinander bleiben, so daß die Gameten diploid werden. So entsteht eine tetraploide F 2-Generation, die entweder geschlechtlich oder parthenogenetisch sein kann. Im ersteren Falle „we have a new hybrid organism with the qualities of a pure species and ‚double' chromosome number, i. e. containing the sum of the chromosome numbers in the parent species. Or, if the power of reduction has been lost, but the power of continued existence otherwise retained, the result will be an apogamous species with 4 x chromosomes" (l. c., p. 199). Es ist Winge sehr wahrscheinlich, daß die parthenogenetischen Arten so entstanden sind, da sie eben tetraploid seien, „and as sexual sterility is itself characteristic of many hybrids, I consider it highly probable that apogamous species are derived from crossings between those normally sexed" (l. c., p. 200).

Auf die Hypothese der „indirekten Chromosomenbindung" und die sonstigen cytologischen Erwägungen Winges brauchen wir an dieser Stelle nicht näher einzugehen. Nur muß seiner Behauptung gegenüber, daß „with regard to the apogamous species, the chromosome number here is, as we know, generally just twice that of the related normally sexed species", betont werden, daß das keineswegs allgemein zutrifft. Es gibt genug parthenogenetische Arten, die nicht doppelt so viel Chromosomen wie die verwandten bisexuellen Arten haben, und es gibt sehr zahlreiche Pflanzen, die tetraploid, aber nicht parthenogenetisch sind. Vor allem aber müssen wir die Wingesche Theorie deswegen ablehnen, weil sie uns die Erklärung gerade für das völlig schuldig bleibt, was wir erklärt haben wollen: für den Umstand nämlich, daß eben die parthenogenetischen Organismen imstande sind, sich dauernd ohne Befruchtung fortzupflanzen. Winge setzt die Entwicklungsfähigkeit der tetraploiden Bastardzygote voraus; eine parthenogenetische Art entsteht nach ihm mit tetraploider Chromosomenzahl, „if the power of reduction has been lost, but the power of continued existence otherwise

retained". Wir wollen aber doch eben gerade wissen, wie diese Fähigkeit erworben wurde. Daß sie nicht auf der Vervielfachung der Chromosomenzahl beruhen kann, gibt Winge selbst zu. Daß die Bastardierung als solche sie uns aber verständlich machte, wird er selbst auch nicht behaupten. Und man darf dabei nicht vergessen, daß der hybride Ursprung der parthenogenetischen Arten an sich noch durchaus hypothetisch ist.

Wenn Winge zur Unterstützung seiner Auffassung die Abschwächung der Sexualität und Hinneigung zur Sterilität bei den parthenogenetischen Pflanzen anführt, so ist das allerdings ein Punkt, in dem diese den Bastarden ähneln. Indessen geht daraus natürlich keineswegs hervor, daß die Sterilität bei den parthenogenetischen Pflanzen auf denselben Ursachen wie bei den Bastarden beruhen müsse[1]). Selbst Ernst, wenn er auch meint, daß „für die Mehrzahl aller Vorkommnisse des erblichen oder doch über Generationen sich erhaltenden Geschlechtsverlustes die Annahme hybriden Ursprunges immerhin die aussichtsreichste Hypothese" bleibe (1918, S. 584), gibt zu, daß „die bei einzelnen Arten zahlreicher Verwandtschaftskreise der Pflanzen, von den Algen bis zu den Angiospermen vorkommende teilweise oder völlige Sterilität nicht ausschließlich eine Folge von Bastardierung ist" (l. c., S. 583). Ich selbst habe schon früher (Winkler 1906, S. 259; 1907, S. 136ff.) darauf hingewiesen, daß wahrscheinlich „derselbe Complex von Ursachen, der die parthenogenetische Entwickelung der Eizelle resp. das Unterbleiben der Reduktionsteilung in der Makrosporenbildung veranlaßte, auch für das Rudimentärwerden der Mikrosporen maaßgebend war". Das scheint mir auch heute noch wahrscheinlich zu sein, und bis heute ist der Beweis noch nicht erbracht, daß in dieser Gruppe von Ursachen die Bastardierung eine ausschlaggebende Bedeutung besäße.

Auch in Verbindung mit der Bastardierungshypothese vermag uns also der Hinweis auf die „erhöhten" Chromosomenzahlen der parthenogenetischen Pflanzen zunächst wenig Aufschlüsse zu geben. Ich kann mich daher den von Ernst (1918, S. 319) und Holmgren (1919, S. 106) geäußerten Bedenken nur anschließen. In der Tat ergibt die vergleichende Betrachtung der Chromosomenzahlen besonders bei artenreichen Gattungen, daß neben Formen mit der Chromosomenzahl x solche mit n.x Chromosomen vorkommen, wobei n recht verschiedenwertig sein kann, und daß alle diese Formen durchaus normalgeschlechtlich sind. Es kann also keine Rede davon sein, daß durch größere Chromosomenzahlen notwendig Parthenogenesis oder eine andere Form der Apomixis bedingt würde. Vor allem ist zu bedenken, daß die Zahl der auf ihre Chromosomenverhältnisse hin untersuchten Organismen zurzeit noch so klein ist, daß sichere Schlüsse aus dem Vergleich dieser Zahlen noch kaum gezogen

---

[1]) Man vgl. z. B. die Angaben von Gates und Goodspeed (1916) über teilweise vorhandene Pollensterilität bei Pflanzen, bei denen Bastardierung als Ursache ausgeschlossen ist.

werden können. Wenn ihrer mehr untersucht worden sind, wird sich möglicherweise herausstellen, daß unter den parthenogenetischen Pflanzen in Wirklichkeit die Zahl der hochchromosomigen Vertreter im Verhältnis gar nicht größer ist als bei den sexuellen.

Es ist noch ein anderer Grund, der uns mahnt, bei der Vergleichung der Chromosomenzahlen verschiedener Arten die größte Vorsicht walten zu lassen: wir wissen nämlich in den allermeisten Fällen über die gegenseitigen Beziehungen der miteinander verglichenen Chromosomensätze so gut wie gar nichts. Oft werden aber solche Vergleichungen auf Grund der Vermutung angestellt, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl gleichbedeutend sei mit einer Verdoppelung des Chromosomensatzes, daß, anders ausgedrückt, für eine bestimmte Gattung oder Untergattung ein bestimmter Chromosomensatz charakteristisch sei, der nun bei der einen Art im Sporophyten zweimal, bei einer anderen dreimal, bei wieder anderen viermal usf. vorkäme. Die verschiedene Gestaltung der betreffenden Arten würde dann auf diesen Unterschieden im Vorhandensein der Chromosomensätze beruhen. So nimmt z. B. Strasburger an, daß *Wikstroemia indica* aus *Wikstroemia canescens* durch Verdreifachung des diploiden Chromosomensatzes entstanden sei, und manche anderen Forscher haben sich ihm für diese und andere Arten angeschlossen (man vgl. die Erörterungen bei Němec 1912, S. 10ff.; Winge 1917, p. 192ff.).

Demgegenüber habe ich (Winkler 1916, S. 517) auf Grund meiner Befunde an den experimentell hergestellten tetraploiden Formen von *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum* nachdrücklich darauf hingewiesen, „daß Tetraploidie und Verdoppelung der diploiden Chromosomenzahl nicht notwendig miteinander identisch zu sein brauchen", wenn man unter Tetraploidie das Vorhandensein einer Chromosomenzahl versteht, die viermal so groß ist wie die des haploiden Chromosomensatzes, und daß Arten, deren Chromosomenzahlen sich wie 1 : 2 verhalten, nur unter ganz gewissen Voraussetzungen als miteinander in genetischen Beziehungen stehende diploide und tetraploide Arten betrachtet werden können (l. c., S. 513). Auch Winge (1917, p. 194) erklärt, „that the idea of the chromosome number of a species arising from doubling or trebling that of another species is in itself unreasonable. How could it be possible for forms essentially new to be produced by the mere occurrence of chromosomes — and possibly therewith genes — in twice the normal number?" Und Heilborn (1918, S. 219), der für verschiedene *Carex*-Arten die folgenden haploiden Chromosomenzahlen gezählt hat: *Carex pilulifera* 8, *Carex ericetorum* 16, *Carex digitata* 24, *Carex caryophyllea* 32, *Carex flava* 32, fragt sich, wie diese verschiedenen Zahlen entstanden seien, und beantwortet sich die Frage dahin: „Vielleicht enthalten die hochchromosomigen Arten polyploide Kerne, was z. B. bei *Carex ericetorum* ziemlich sicher ist. Aber es ist doch wenigstens fraglich, ob die Geschlechtskerne von *Carex*

caryophyllea einen vierfachen Satz von *pilulifera*-Chromosomen enthalten."

Diese Skepsis ist durchaus berechtigt. Die experimentellen Ergebnisse an den genannten *Solanum*-Arten zeigen, daß eine Verdoppelung der diploiden Chromosomenzahl, wenn sie wie hier gleichbedeutend ist mit einem viermaligen Vorhandensein des haploiden Chromosomensatzes, nicht zur Entstehung neuer Arten führt, die wirklich wesensverschieden von den Stammarten wären. Es kommt nur zur Entstehung von neuen Formen, die erblich konstant sind, aber die Artgrenzen nicht sprengen. Wenn sich also in der Natur innerhalb einer Gattung Arten finden, deren Chromosomenzahlen sich wie 1 : n verhalten, wobei n eine ganze Zahl ist, dann darf daraus nicht ohne weiteres der Schluß gezogen werden, daß die höherchromosomige Art aus der anderen einfach durch Verdoppelung oder Vervielfachung von deren Chromosomensatz entstanden ist. Ganz gewiß ist die Frage, wie die verschiedenartigen Chromosomenzahlen innerhalb einer Art oder Gattung entstanden sind, und wie die gegenseitigen Zahlenverhältnisse zu verstehen sind, ein wichtiges Problem, das aber keineswegs einer so einfachen Lösung zugänglich ist, wie die Vertreter der eben angeführten Ansicht meinen.

Für die weitere kritische und experimentelle Klärung der Frage scheint es mir unumgänglich zu sein, daß man das Vorhandensein einer Chromosomen zahl, die n-mal so groß ist wie die des haploiden Chromosomensatzes, scharf unterscheidet von dem n-maligen Vorhandensein des haploiden Chromosomensatzes selbst, unbeschadet natürlich der Tatsache, daß beides durchaus zusammenfallen kann und sehr häufig zusammenfallen wird. Man hat sich daran gewöhnt, das Vorhandensein des Drei- bis Vielfachen der haploiden Chromosomenzahl als Polyploidie zu bezeichnen und spricht demgemäß von haploider, diploider, triploider, tetraploider usf. Chromosomenzahl und im Anschluß daran auch von haploiden, diploiden usw. Organismen (vgl. Winkler 1916, S. 422). Es dürfte sich empfehlen, diese Ausdrücke ausschließlich im Hinblick auf die Zahlenverhältnisse zu gebrauchen und andere anzuwenden, wenn man aussprechen will, daß der haploide Chromosomensatz einmal, zweimal oder mehrfach vorhanden ist.

Ich schlage vor, für den haploiden Chromosomensatz, der im Verein mit dem zugehörigen Protoplasma die materielle Grundlage der systematischen Einheit darstellt, den Ausdruck: das Genom zu verwenden und Kerne, Zellen und Organismen, in denen ein gleichartiges Genom mehr als einmal in jedem Kern vorhanden ist, homogenomatisch zu nennen, solche dagegen, die verschiedenartige Genome im Kern führen, heterogenomatisch. Individuen, die dieselben Genome besitzen, sollen isogenomatisch, solche, deren Genome wesensverschieden sind, anisogenomatisch heißen. Nach der Anzahl der in den Kernen eines Organismus vorhandenen Chromosomensätze sollen ferner unterschieden werden

monogenomatische, digenomatische, trigenomatische, allgemein polygenomatische Organismen, wobei es zunächst ganz gleichgültig ist, ob die Genome einander wesensgleich sind und sich aus derselben Anzahl von Chromosomen zusammensetzen oder aber verschiedene Zahlen umfassen; nur die Anzahl der vorhandenen Genome an sich soll bezeichnet werden.

Auf die Gesichtspunkte, die sich aus der Aufstellung dieser Begriffe ergeben, werde ich an anderem Orte ausführlicher eingehen. Hier soll nur kurz erörtert werden, inwiefern sich die Begriffe Polygenomatie von Polyploidie und Homogenomatie und Homozygotie unterscheiden.

Polyploid nennen wir einen Organismus, der in seinen Kernen eine Chromosomenzahl besitzt, die ein Vielfaches der haploiden Zahl darstellt. Polygenomatisch ist ein Organismus, in dessen Kernen mehr als ein Genom vorhanden ist. Wenn die Zahl der Chromosomen, die das Genom zusammensetzen, in allen Genomen des polygenomatischen Organismus je die gleiche ist, dann wird der polygenomatische Organismus gleichzeitig polyploid sein; wenn aber die Chromosomenzahlen der Genome verschieden sind, dann wird der Organismus zwar polygenomatisch, aber nicht notwendig auch polyploid sein. Wenn z. B. zwei Arten miteinander bastardiert werden, die die diploiden Chromosomenzahlen 10 und 16 aufweisen, so wird der Bastard die Chromosomenzahl 13 haben; er wird also nicht polyploid sein, wohl aber polygenomatisch und zwar digenomatisch, da er zwei Chromosomensätze, einen zu 5 und einen zu 8 Chromosomen besitzt. Haben die Elterarten 10 und 20 als diploide Chromosomenzahlen, so wird der Bastard die Zahl 15 haben. Er ist also in bezug auf den haploiden Chromosomensatz des einen Elters triploid, in bezug auf den des anderen Elters ebenfalls triploid, sofern dieser Elter eine tetraploide Art ist, hemidiploid, sofern er eine diploide Art ist; er ist also polyploid. Er ist auch polygenomatisch, und zwar digenomatisch. Es kann also eine triploide Form digenomatisch sein. Sie kann aber auch trigenomatisch sein, also denselben Chromosomensatz dreimal besitzen. Das wäre z. B. dann der Fall, wenn eine diploide Pflanze bestäubt würde mit dem Pollen der tetraploiden Form derselben Art, wie das von den von mir hergestellten triploiden *Solanum*-Formen gilt.

Die beiden triploiden Organismen, auf die soeben in unserem Beispiele angespielt wurde, und von denen der eine digenomatisch, der andere trigenomatisch ist, lassen sich auch voneinander dadurch unterscheiden, daß man den einen als heterogenomatisch, den anderen als homogenomatisch bezeichnet. Die digenomatische Pflanze ist heterogenomatisch, denn sie besitzt zwei verschiedene Chromosomensätze; die trigenomatische dagegen ist homogenomatisch, denn sie ist aus der Kreuzung der diploiden mit der tetraploiden Ausprägung derselben Art hervorgegangen, besitzt also nur einerlei Art von Genomen. Es sind aber auch triploide Formen möglich, die trigenomatisch und zugleich heterogenomatisch sind; sie

entstehen z. B. dadurch, daß eine diploide Art gekreuzt wird mit der tetraploiden Form einer anderen Art.

Homozygotie bedeutet das mindestens zweimalige Vorhandensein aller Anlagen, Homogenomatie das mindestens zweimalige Vorhandensein aller zu einem Chromosomensatz gehörigen Chromosomen. Wenn man sich auf den Boden der Hypothese stellt, daß die Chromosomen als die alleinigen Träger der Erbfaktoren anzusehen sind, dann wird man annehmen müssen, daß homogenomatische Organismen auch stets homozygot sind. Nicht aber ist es umgekehrt unbedingt notwendig, daß homozygote Organismen auch stets homogenomatisch sein müssen. Es ist z. B. folgender Fall denkbar: ein Bastard zwischen den beiden diploiden Spezies AA und BB hat die Formel AB. Es ist möglich, von diesem Bastard eine tetraploide Form herzustellen, die also die Formel ABAB haben wird. Wenn dieser Bastard Keimzellen bildete, so wäre es nicht ausgeschlossen, daß diese, die ja natürlich diploid sein müssen, alle die Zusammensetzung AB haben. Der Bastard wäre also homozygot, da er nur einerlei Art von Keimzellen bildete. Aber er wäre heterogenomatisch, und zwar digenomatisch, denn er besäße zweierlei verschiedene Arten von Genomen. Heterogenomatie ist also theoretisch mit Homozygotie vereinbar, Tetraploidie mit Digenomatie. Dagegen müssen heterozygote Organismen stets auch heterogenomatisch sein, die Gültigkeit der oben erwähnten Hypothese über die Lokalisation der Erbfaktoren vorausgesetzt.

Für die Vergleichung von Chromosomenzahlen verschiedener Arten miteinander und die Schlüsse, die daraus gezogen werden können, ergibt sich nun folgendes:

Zwei verschiedene Arten mit der gleichen Chromosomenzahl, wie z. B. *Aristolochia clematidis* L. und *Aristolochia fimbriata* Cham., die beide in der Zygophase[1]) die Chromosomenzahl 14 haben (Taeckholm und Soederberg 1918), sind isoploid, aber nicht isogenomatisch. Denn wir müssen annehmen, daß ihre je 7-chromosomigen Genome voneinander verschieden sind. Aber wir werden beide Arten als digenomatisch und homogenomatisch ansehen können. *Aristolochia sipho* L'Hér. mit der Chromosomenzahl 28 in der Zygophase ist im Hinblick auf die beiden anderen genannten Arten der Gattung tetraploid; ob sie aber auch tetragenomatisch ist, das ist zum mindesten zweifelhaft. Bis auf weiteres haben wir jedenfalls keinen Grund, *Aristolochia sipho* nicht auch für eine digenomatische Spezies zu halten; wir müssen im Gegenteil zunächst annehmen, daß ihr Chromosomensatz vierzehnzählig ist. Denn niemand wird vermuten wollen, daß *Aristolochia sipho* etwa aus *Aristolochia clematidis* durch Verdoppelung des diploiden Chromosomensatzes dieser Art hervorgegangen sei. Tetraploid könnten wir die Art also höchstens nennen im Hinblick auf die diploiden 14-chromosomigen Arten. Im übrigen

[1]) Vgl. unten S. 192.

ist sie eine diploide Art in dem Sinne, in dem wir zunächst alle natürlichen Arten als diploid bezeichnen: sie sind diploid, weil in ihren Sporophytenzellen normalerweise die für die Genophase[1]) der Art bezeichnende Chromosomenzahl zweimal vorhanden ist. Man darf freilich dabei nicht vergessen, daß wir nie ohne weiteres wissen können, ob die Art nicht tatsächlich etwa tetraploid ist, in ihren Sporophytenzellen also je vier Genome besitzt. Das muß in jedem einzelnen Falle besonders entschieden werden und wird sich zumeist nicht leicht oder gar nicht entscheiden lassen, weil uns vorerst noch die sicheren Methoden für eine solche Entscheidung fehlen. Anhaltspunkte mag eine genaue morphologische und vererbungstheoretische Zergliederung geben, da zu vermuten ist, daß das mehrfache Vorhandensein gewisser Gene bei polygenomatischen Organismen sich in der Ausprägung und Vererbung der entsprechenden Eigenschaften bemerkbar machen wird.

Jedenfalls erhellt aus diesen Erwägungen, die wie gesagt an anderem Orte in erweiterter Form angestellt werden sollen, daß bei Vergleichungen der Chromosomenzahlen verschiedener und auch verwandter Organismen große Vorsicht geboten erscheint, und daß es zunächst nur bei isogenomatischen Formen möglich ist, polyploide Chromosomenzahlen als aus einander hervorgegangen anzusehen. Allerdings ist es nicht ausgeschlossen, daß heterogenomatische Organismen aus homogenomatischen, anisogenomatische aus isogenomatischen entstehen, worauf ich schon früher (Winkler 1916, S. 517ff.) kurz hingedeutet habe.

C. Über Befruchtung als Auslösung der Parthenogenesis.

Für gewisse Fälle von Parthenogenesis bei Pflanzen hat man vermutet, daß eine Befruchtung oder wenigstens Bestäubung auslösend wirkte, bei der es nicht zur Kernverschmelzung im Ei käme, sondern nur zu einer Entwicklungserregung. Theoretisch ist ein solcher Vorgang leicht denkbar, praktisch nachzuweisen ist er aber nur dann mit Sicherheit, wenn experimentell gezeigt werden kann, daß ohne Bestäubung keine Samenbildung stattfindet, und daß die aus den Samen erzeugten Pflanzen keine Spur der väterlichen Eigenschaften aufweisen, und wenn ferner zytologisch das regelmäßige Ausbleiben der Kernverschmelzung erweisbar ist. Begreiflicherweise ist ein solcher Nachweis, wenigstens insoweit die Eigenschaftszergliederung in Betracht kommt, am leichtesten bei Bastardbestäubung zu führen, und daher ist die Annahme einer durch Bestäubung oder Befruchtung ausgelösten Parthenogenesis besonders häufig hinsichtlich solcher Bastarde gemacht worden, die ausschließlich einelterliche Merkmale zur Schau tragen. Ernst (1918, S. 366ff.) hat im 10. Abschnitte seines Werkes die wichtigsten dieser Fälle von Pseudogamie, wie Focke die Erscheinung genannt hat, besprochen, so daß sich ein näheres Eingehen an dieser Stelle erübrigt. Er hat auch darauf

[1]) Vgl. unten S. 192.

hingewiesen, daß eine Entwicklungserregung von Eizellen höherer Pflanzen ohne Befruchtung nur möglich erscheine, wenn bereits diploide Eizellen vorhanden seien, deren Entstehung auf das Ausbleiben der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen zurückzuführen ist. Im allgemeinen ist dieser Hinweis gewiß berechtigt, obwohl auch bei höheren Pflanzen generative Parthenogenesis vorkommen könnte; doch wäre es z. B. bei den „tetraploiden" Arten, deren Eizellen ja diploid sind, wenn sie auch ohne Ausschaltung der Reduktionsteilungen entstehen, durchaus denkbar, daß sie sich auf den Befruchtungsreiz hin entwickelten, ohne daß eine Kernverschmelzung stattgefunden hätte: die tetraploide Art würde dann allerdings eine diploide Nachkommenschaft liefern.

Ernst ist der Ansicht, daß einige der Fälle von „induzierter apogamer Entwicklung", wie er die Auslösung der Parthenogenesis durch Bestäubung nennt, sicher erwiesen seien; das wäre recht wichtig, weil wir damit wenigstens für einige Beispiele die unmittelbare Ursache für die parthenogenetische Entwicklung angeben könnten, ähnlich wie es bei der experimentellen Parthenogenesis der Fall ist.

Ich glaube indessen, daß auch hier die Sache nicht so einfach liegt, wie man auf den ersten Blick meint, und daß vor allem auch die tatsächlichen Grundlagen uns noch in keinem einzigen Falle dazu berechtigen, eine Entwicklungserregung der Eizelle bei parthenogenetischen Pflanzen durch die Befruchtung für sicher nachgewiesen zu halten. Aus diesem Grunde muß etwas näher auf die Frage eingegangen werden.

Auf Grund cytologischer Untersuchung wird Pseudogamie (ich benutze diesen Ausdruck für die durch Bestäubung oder Befruchtung ausgelöste Parthenogenesis) vermutet von Pace (1913) und von Ernst (1918, S. 405) für „nachgewiesen" gehalten bei *Zephyranthes texana* Herb.[1]). Die Eizelle ist bei dieser Pflanze nach Pace diploid, die Pollen dagegen sind haploid. Bestäubung findet statt, die Pollen keimen und der Spermakern dringt in das Ei ein, ohne jedoch mit dessen Kern zu verschmelzen, während der zweite Spermakern sich mit den Polkernen vereinigt. Das Ei teilt sich sodann, und der in das Ei eingedrungene männliche Kern verfällt der Degeneration. „Da die Weiterentwicklung der apogamen Eizelle von *Atamosco* sehr rasch vor sich geht, da sie ihre ursprüngliche Größe beibehält und unmittelbar nach der Entleerung des Pollenschlauchs in Teilung tritt, kann wohl geschlossen werden, daß der letzte Anstoß zur Entwicklung der diploiden Zelle vom Pollenschlauch oder seinem in Embryosack und Eizelle entleerten Inhalt ausgehen wird" (Ernst 1918, S. 398). In der Tat liegt es natürlich nahe, so zu schließen; aber

---

[1]) Pace nennt die Pflanze *Atamosco texana* Green, Ernst spricht, wohl durch ein Versehen, immer von *Atamosco „mexicana"*. Ich ziehe es vor, ihr den guten alten Namen *Zephyranthes* zu belassen, der wesentlich schöner ist als das barbarische *Atamosco*, und bei dem auch der Nichtsystematiker gleich weiß, mit was für einem Gewächs er es zu tun hat.

der Schluß ist keineswegs zwingend. Dazu müßte erst experimentell bewiesen sein, daß in unbestäubten Blüten die Samenbildung unterbleibt. Dieser Versuch ist aber nicht gemacht worden, und daß er erst, und er allein entscheiden kann, zeigt ein Beispiel aus dem Tierreiche, das dem *Zephyranthes*-Fall in jeder Hinsicht analog ist und uns erlaubt, weitergehende Schlüsse zu ziehen.

Es betrifft den von Krueger (1913) untersuchten freilebenden Nematoden *Rhabditis aberrans*, dessen Verhalten früher genauer geschildert wurde (vgl. oben S. 28f.). Hier sei wiederholt, daß die Spermatozoen dieser hermaphroditischen Tiere in die Eier zwar eindringen, in ihnen aber degenerieren und resorbiert werden, ohne daß eine Verschmelzung mit dem Eikerne einträte. Aber, und das ist das Wichtige, es entwickeln sich in durchaus normaler Weise auch solche Eier weiter, in die kein Spermium eingedrungen war. Wollte man daher daraus, daß die Eier von *Rhabditis aberrans* sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle entwickeln, nachdem ein Spermium eingedrungen ist, den Schluß ziehen, daß diese ,,Befruchtung" zur Auslösung der Parthenogenesis nötig sei, so wäre dieser Schluß falsch, da die Eier sich auch ohne die Mitwirkung von Spermien entwickeln. Man kann unter diesen Umständen also auch bei *Zephyranthes texana* nicht aus dem cytologischen Befund allein auf induzierte Parthenogenesis schließen, sondern wird die Ergebnisse der Bestäubungsversuche abwarten müssen[1]).

Thalictrum purpurascens L., das Ernst (1918, S. 395) neben *Zephyranthes* als Beispiel für eine Pflanze nennt, bei der trotz der Diploidie der Kerne in der Geschlechtsgeneration die Embryobildung nicht ausschließlich aus inneren Gründen, sondern offenbar unter Mitwirkung eines von der Bestäubung ausgehenden Reizes erfolge, kann als solches Beispiel nicht angeführt werden. Denn Overton (1902, p. 373) gibt ausdrücklich an, daß im Gewächshaus isolierte und vor Bestäubung völlig geschützte weibliche Stöcke gerade so viel Samen ansetzten wie im Freien bei ungehinderter Bestäubung. Daraus ergibt sich doch, daß der Bestäubungsreiz zur Auslösung der Entwicklung nicht erforderlich ist. Im übrigen vergleiche man meine früheren Bemerkungen darüber (Winkler 1908, S. 84). Die von Overton vor 15 Jahren in Aussicht gestellte ausführliche Veröffentlichung seiner Untersuchungen an *Thalictrum purpurascens* ist noch immer nicht erschienen. Da der Fall aus verschiedenen Gründen

[1]) Für diese wäre zu berücksichtigen, daß auch für andere Amaryllidaceen Pseudogamie behauptet worden ist, darunter auch für *Zephyranthes* selbst; zu den Angaben darüber, die ich früher zusammengestellt habe (Winkler 1908, S. 39) kommen noch zwei für *Amaryllis* hinzu: in Gardeners' Chronicle vom 19. März 1910 wird berichtet, daß „Mr. J. Hudson showed two seedlings from an *Amaryllis* which had been pollinated with pollen from *Vallota purpurea*. They did not show in any essential point the characters of *Vallota*". Und Stauffacher (1911, S. 102, Anm. 1) gibt an, daß *Amaryllis formosissima* parthenogenetisch sei.

besonderes Interesse verdient, und vieles dabei noch recht unklar und der Bestätigung bedürftig erscheint, wäre eine Nachuntersuchung sehr erwünscht.

Auch die vermutete Parthenogenesis der *Rubus*-Bastarde ist durchaus noch nicht geklärt. Hier liegt nach den Versuchen von Lidforss (1914) die Sache so, daß bei gewissen Kreuzungen neben echten, zwischen den Eltern in der Mitte stehenden und in F 2 spaltenden Bastarden ,,falsche" Bastarde entstehen können, die mit der Mutterpflanze völlig übereinstimmen, nicht den geringsten väterlichen Einschlag aufweisen und stets eine ganz konstante Nachkommenschaft liefern. So ist es z. B. bei Bestäubung von *Rubus nemoralis* Aresch. var. *acuminatus* Lindeb. mit Pollen von *Rubus caesius* L., wobei zu bemerken ist, daß kastrierte und nicht bestäubte Blüten überhaupt keinen Fruchtansatz zeigten. Im Anschluß an Lidforss hat Baur (1914, S. 246) die Vermutung ausgesprochen, daß hier ,,zweierlei Eizellen ebenso wie bei *Hieracium* vorkommen, nämlich normale, befruchtungsbedürftige, aus denen bei Fremdbestäubung Bastarde hervorgehen, und zweitens parthenogenetische Eizellen, die sich pseudogam entwickeln, nur auf den Bestäubungsreiz hin, und die natürlich auch bei Fremdbefruchtung rein mütterliche Nachkommen ergeben. Eine zytologische Untersuchung, die ja die sichere Entscheidung bringen muß, ist bei *Rubus* noch nicht ausgeführt". Ich habe schon früher (Winkler 1908, S. 48) darauf hingewiesen, daß neben einer durch die Bestäubung ausgelösten Parthenogenesis ebensogut etwa Nucellarembryonie als vorhanden angenommen werden könne. Solange diese Frage nicht durch die cytologische Untersuchung entschieden ist, können die muttergleichen *Rubus*-Bastarde jedenfalls nicht als Beweis für induzierte Parthenogenesis angeführt werden. Bisher kennen wir noch keinen sicheren Fall von Auslösung der Parthenogenesis durch die Bestäubung, wohl aber mehrere genau untersuchte Beispiele von Auslösung der Adventivembryobildung durch die Bestäubung, z. B. bei *Ficus Roxburghii* (Cunningham 1907, p. 57ff.), *Opuntia vulgaris* (Ganong 1898, p. 224) usw., während allerdings in anderen Fällen die Adventivembryonen unabhängig von der Bestäubung erzeugt werden, z. B. bei *Spiranthes cernua* (Leavitt 1900, p. 227; 1909, p. 60), einer Art, bei der neben der apomiktischen Form eine geschlechtlich gebliebene vorhanden ist. Die Anführung schon dieser wenigen Beispiele mag genügen, um zu zeigen, daß man von einem Fall nicht ohne weiteres auf den anderen schließen kann.

Übrigens ist über ganz ähnliche Beobachtungen wie bei *Rubus*-Bastardierungen auch innerhalb der Gattung *Nicotiana* bei gewissen Kreuzungen berichtet worden. Schon Gaertner (1849, S. 289) gibt an, daß bei den Bastarden *Nicotiana paniculato-Langsdorfii* und *Nicotiana paniculato-vincaeflora* die Merkmale des einen Elters ,,beinahe ganz vernichtet oder völlig unkenntlich gemacht werden", wobei, wie bei dem erstgenannten Bastard, es die väterlichen Eigenschaften sein können,

die allein hervortreten. Neuerdings haben, wie Wellington (1913, p. 289) berichtet, Thomas und East bei Tabakkreuzungen folgendes beobachtet: „Seed was obtained which produced plants like the mother species and also true hybrids, from crosses *Nicotiana paniculata* × *Nicotiana alata* var. *grandiflora*, *Nicotiana rustica* × *Nicotiana tabacum*, and *Nicotiana tabacum* × *Nicotiana Bigelovii*; seed which produced plants like the mother species and no true hybrids, from crosses *Nicotiana paniculata* × *Nicotiana Langsdorffii*, *Nicotiana paniculata* × *Nicotiana longiflora*, *Nicotiana paniculata* × *Nicotiana Forgetiana*, and *Nicotiana Bigelovii* × *Nicotiana sylvestris*; and seed which produced no true hybrids on one occasion but did produce true hybrids on other occasions, from cross *Nicotiana tabacum* var. *lancifolia* × *Nicotiana alata* var. *grandiflora*. These crosses gave per capsule from one to twenty-five good seeds that produced plants true to the mother parent, and many angular and undeveloped seed that produced very few hybrids. In the cases where no hybrids were produced, abortive seeds — probably hybrid in character — were present.“ East vermutet Nucellarembryonie, „for no case of seed formation after simple castration occurred in some hundreds of experiments, nor did seed giving maternal plants arise in any but wide species crosses giving sterile or nearly sterile progeny. If such be the case, parthenogenesis did not occur in these crosses“. In Fällen, wo neben echten Bastarden auch muttergleiche F 1-Stöcke entstanden, wurden beiderlei Arten von Pflanzen aus Samen ein- und derselben Kapsel erhalten.

Auch Wellington selbst ist der Ansicht, daß es sich hier nicht um induzierte Parthenogenesis handle, sondern um Adventivembryobildung, da er bei allen untersuchten Tabakarten und Formen weder natürliche Parthenogenesis fand, noch durch die verschiedenartigsten Reizmittel künstliche parthenogenetische Entwicklung bewirken konnte. Auf die letztere Schlußfolgerung ist freilich kein großer Wert zu legen, da es ihm ja auch nicht gelang, durch die angewandten Mittel Nucellarembryonie hervorzurufen. Und was das Vorkommen von Parthenogenesis bei *Nicotiana* anbelangt, so ist es wohl durch sehr zahlreiche Versuche mehrerer Forscher (vgl. Goodspeed 1915) sicher, daß sie bei den meisten Arten völlig fehlt und nur bei einer einzigen Form von *Nicotiana tabacum* in beschränktem Maße vorkommt. Und auch für diese Form ist cytologisch noch nicht entschieden, ob Parthenogenesis oder Adventivembryobildung vorliegt.

Immerhin wäre es natürlich denkbar, daß Easts Deutung seiner Versuchsergebnisse richtig ist, daß also die Entstehung der muttergleichen F 1-Individuen bei gewissen Tabakkreuzungen durch die Bestäubung ausgelöst wird, sei es nun, daß die Keimlinge auf parthenogenetischem, sei es, daß sie auf propagativem Wege gebildet werden. Allerdings hat Goodspeed bei seinen Versuchen nichts Derartiges gefunden. „In a considerable number of distinct hybrids made between *Nicotiana* species

and varieties and grown in some cases through five hybrid generations, no evidence has been furnished that the possible irrigating and stimulating effect of cross-pollination has resulted in the production of any parthenogenetic or apogamous seed" (l. c., p. 269). Es müssen die Ergebnisse der cytologischen Untersuchung abgewartet werden.

Vielleicht kommt es auch sonst noch vor, daß in der F 1-Generation bei gewissen Kreuzungen neben einem Mischtypus die eine Elterform auftritt. So hat nach van Tubergen (1906, p. 132) Powell in Southborough gefunden, daß *Lilium martagon dalmaticum*, bestäubt mit dem Pollen von *Lilium hansoni*, „either produced true hybrids or gave *dalmaticum* pure". van Tubergen selbst hat *Lilium martagon album* mit *Lilium hansoni* gekreuzt und die sehr bemerkenswerte Beobachtung gemacht, daß unter einigen Hundert F 1-Individuen neben mehreren Vertretern einer von ihm *Lilium mar-han* genannten Zwischenform zahlreiche reine *Lilium martagon* auftraten, aber nicht die weißblühende Mutterform, sondern die typische rotblühende! Eigenschaften des Vaters waren nicht erkennbar. Man wird hier vielleicht annehmen können, daß die als Mutterpflanze verwendete weißblühende Türkenbundlilie ein F 1-Bastard zwischen der roten und der weißen Form war, der in F 2 in die Elterformen aufspaltete. Das würde dann allerdings für Auslösung von Parthenogenesis, nicht für Adventivembryobildung sprechen, da im letzteren Falle keine Spaltung zu erwarten gewesen wäre. Freilich bleibt auch so unerklärt, warum alle beobachteten *Lilium martagon*-Individuen ohne Ausnahme rot blühten. Auch dieser Fall sollte also näher untersucht werden, wobei die früher (Winkler 1907, S. 38) namhaft gemachten Beispiele von Pseudogamie bei *Lilium* zu berücksichtigen wären.

Ungeklärt ist auch noch der seltsame vielangeführte Fall des *Zygopetalum Mackayi* (vgl. Winkler 1908, S. 39ff.), das unbestäubt steril bleibt, bei Bestäubung aber mit dem Pollen der verschiedensten, anderen Orchideengattungen angehörigen Arten Nachkommen liefert, die in F 1 und den folgenden Generationen rein der Mutter gleichen. Cytologisch ist das noch nicht untersucht worden, und es bleibt also offen, welche der drei Erklärungsmöglichkeiten, die ich (l. c., S. 41) erörtert habe, zutrifft. Immerhin ist hier induzierte Parthenogenesis nicht ausgeschlossen. Dumée (1910, p. 86) nimmt für Orchideen ganz allgemein auf Grund seiner Beobachtungen an, daß durch die Bestäubung auch die Eizellen derjenigen Samenknospen einen Anstoß zu parthenogenetischer Entwicklung erhalten, in die kein Pollenschlauch eingedrungen ist. Die Entwicklung geht gewöhnlich nicht sehr weit; aber es wäre ja denkbar, daß sie in einzelnen Fällen zur vollen Embryobildung führte. Fälle von habitueller Parthenogenesis waren bisher von Orchideen nicht bekannt; neuerdings behauptet Duthie (1915), bei *Pterygodium newdigatae* in Südafrika eine kleistogame Form gefunden zu haben, die Samen bringt, obwohl Fremd-

bestäubung ausgeschlossen ist, und sich ihre eigenen Pollenmutterzellen nicht über das Mutterzellstadium hinaus entwickeln. Und Afzelius (1916, S. 209) fand bei *Oncidium praetextum* Rchb. fil. in mehreren Fällen über der normalen subepidermalen Archesporzelle eine apikal gelegene Zelle der Nucellarepidermis, die sich zur Embryosackmutterzelle ausgebildet hatte. Das erinnert an die bekannten Vorkommnisse bei *Hieracium*; nur scheint bei *Oncidium* auch in dem apospor entstandenen Embryosack die Reduktionsteilung vor sich zu gehen. Endlich sei erwähnt, daß Kusano (1915) bei *Gastrodia elata* unter bestimmten Bedingungen Kernteilungen im unbefruchteten haploiden Ei beobachten konnte. All das sind Anzeichen dafür, daß auch bei Orchideen apomiktische Vorgänge doch vielleicht weiter verbreitet sind, als wir jetzt annehmen, so daß der Fall des *Zygopetalum Mackayi* aus seiner Vereinzelung heraustreten würde[1]). Es zeigt aber gleichzeitig, daß keineswegs induzierte Parthenogenesis die einzige Annahme ist, durch die das auffällige Verhalten der *Zygopetalum*-„Bastarde" erklärbar ist. Auch dieser Fall kann also bis auf weiteres nicht für das Bestehen einer durch Bestäubung ausgelösten Parthenogenesis angeführt werden.

Gleiches gilt auch für die Angaben von Collins und Kempton (1916) über das sehr eigenartige Verhalten von Bastarden zwischen *Tripsacum dactyloides* L. und einigen anderen Gramineen. Wird diese Pflanze mit Pollen von *Zea mays* L. bestäubt, so gleichen die Nachkommen gewöhnlich vollständig der Mutter. „It seems not improbable that the maize pollen served only to induce parthenogenesis in the *Tripsacum* parent" (l. c., p. 118). Bei Bestäubung mit Pollen von *Euchlaena mexicana* Schrad. dagegen ergab sich ein einziges Mal ein Nachkomme, der in jeder Hinsicht der Vaterpflanze glich, also reine *Euchlaena mexicana* war, und das auch in der zweiten und dritten Generation blieb. Die Verfasser nehmen an, daß „the male nucleus developed in the ovary to the complete exclusion of the female" und nennen diese Verhalten „Patrogenesis". Cytologisch ist aber bisher weder die Parthenogenesis bei Bestäubung von *Tripsacum* mit Mais noch die Patrogenesis bei Bestäubung mit *Euchlaena* untersucht, auch ist der Patrogenesisversuch nie wieder geglückt. Man wird also Weiteres abwarten müssen, ehe sich ein sicheres Urteil fällen läßt. Bis auf weiteres bleibt die Möglichkeit offen, daß der Fall hier so liegt wie bei den „faux hybrides" von *Fragaria virginiana* × *elatior*, daß also regelrechte Bastardierung mit Kernverschmelzung erfolgt ist, und daß die

[1]) Übrigens führt Ledien (1907, S. 226) an, er „habe die Beobachtung bei *Epidendrum nocturnum* gemacht, daß es bei sorgfältigster Ausführung der Kreuzbefruchtung mit anderen Gattungen immer nur sich selbst wieder hervorbringt", und „daß *Laelia harpophylla* mit *Cypripedium villosum* gekreuzt, und ebenso die Umkehrung immer nur den Samenträger bringen, also entweder die *Laelia* oder das *Cypripedium*". Das wären also Vorkommnisse, die ein vollkommenes Seitenstück zu dem Verhalten des *Zygopetalum Mackayi* darstellten.

väterlichen Merkmale dominieren. Übrigens hat eine genauere Betrachtung der *Fragaria*-Bastarde gezeigt, daß sie nicht patromorph, sondern nur patroklin sind, und bei manchen angeblich dem einen Elter völlig gleichenden Bastarden mag vielleicht auch die genaue Untersuchung Spuren vom Einfluß des anderen Elters aufweisen.

Es bleibt das Verhalten der von Pellew und Durham (1916) untersuchten *Primula*-Arten und -Bastarde. Ernst (1918, S. 332ff. und 398ff.) gibt einen Bericht über ihre Untersuchungen, an den ich mich halten muß, da mir die Arbeit von Pellew und Durham selbst nicht zugänglich war. Danach ergeben Kreuzungen zwischen *Primula verticillata* und *Primula floribunda* in der Regel mutterähnliche Bastarde; nur zweimal trat in je einem Stück eine echte Zwischenform auf, die *Primula kewensis*, die bei Selbstbestäubung völlig konstant bleibt, aber auch bei Rückkreuzung mit dem Pollen der Elterarten wieder nur *Primula kewensis* ergibt. Ernst deutet dies Verhalten als Auslösung parthenogenetischer Entwicklung. In drei Fällen ergab übrigens *Primula kewensis* auch nach Kastration und ohne Bestäubung entwicklungsfähige Samen, was in einem Falle auch bei dem Elter *Primula verticillata*, nicht dagegen bei dem anderen Elter *Primula floribunda* geschah. Aus alledem ergibt sich, so meint Ernst (1918, S. 399) „wohl einwandfrei, daß *Primula kewensis* apogam sein muß, daß in den meisten Fruchtknoten die Samenbildung nur nach legitimer Bestäubung erfolgt, daß etwa bei einem Drittel der Pflanzen auch illegitime Bestäubung dieselbe Wirkung hat und daß an ganz wenigen Pflanzen auch Fruchtknoten vorkommen, deren Samenanlagen sich als autonom entwicklungsfähig erweisen“. Die beiden Elterarten haben jede die diploide Chromosomenzahl 18; *Primula kewensis* hat die diploide Chromosomenzahl 36, ist also im Vergleich zu den Eltern tetraploid.

Cytologisch ist der Fall noch nicht untersucht worden. Wir wissen also nicht, ob Parthenogenesis oder Adventivembryobildung vorliegt. Auch abgesehen davon scheinen mir die Versuche ihrer geringen Zahl wegen wenig beweiskräftig zu sein. Vor allem aber ist bei ihrer Verwertung doch zu bedenken, daß die apomiktische Samenbildung bei dem Bastard wie bei dem einen Elter auch ohne jeden Bestäubungsreiz erfolgen kann, so daß ein solcher als Auslösung der vermuteten Parthenogenesis jedenfalls nicht unentbehrlich sein, sondern höchstens fördernd wirken kann. Dann kann man aber auch nicht von einer durch die Bestäubung induzierten Parthenogenesis sprechen, — immer vorausgesetzt, daß wirklich Parthenogenesis vorliegt, was noch nicht streng bewiesen ist, — sondern nur davon, daß durch den Pollenschlauchreiz die an sich schon vorhandene Neigung zur apomiktischen Samenbildung gefördert wird. Es bliebe also durchaus offen, worauf diese Neigung selbst beruhte[1]).

---

[1]) Übrigens ist, worauf ich an anderem Orte weiter zu sprechen kommen werde für das Verhalten der tetraploiden *Primula kewensis* auch folgende Deutung möglich, durch die die Konstanz des Bastardes auch ohne Zuhilfenahme einer Partheno-

Der Fall läge dann analog etwa der von Cunningham (1907, p. 55ff.) so genau studierten und sehr anschaulich geschilderten Nucellarembryonie von *Ficus Roxburghii* Wall. Hier entwickeln sich in denjenigen Receptakeln, in denen ausschließlich weibliche Blüten stehen, nur dann Samen, wenn Insekten (eine Art *Eupristes*) eingedrungen sind. Diese kommen aus Receptakeln mit männlichen Blüten und mit Gallblüten, und sie sind beladen mit Pollen. Wie Cunningham zeigt, streifen sie diesen aber beim Eindringen in die weiblichen Receptakel fast völlig ab, so daß faktisch nur ganz wenig Pollen in das Innere der Blütenbehälter hineinkommt. Das ist natürlich besonders dann so, wenn nur ein einziges Insekt den Eintritt findet. Auch dann aber kommen in dem Receptaculum bis zu 11000 Samen zur Entwicklung, ein Vielfaches von dem, was im allergünstigsten Falle an Pollenkörnern eingeschleppt werden kann. Der Bestäubungsreiz kann es also nicht sein, der die Samenentwicklung in den einzelnen Samenknospen auslöst; da diese aber nur in solchen Behältern vor sich geht, in die mindestens eine *Eupristes* eingedrungen ist, so muß das Insekt selbst irgendwie den auslösenden Faktor abgeben. Cunningham findet, daß es die Stiche sein müssen, die das Tier in eine sehr große Anzahl von Ovarien abgibt in der Absicht, seine Eier abzulegen, was freilich in den fertilen Blüten nicht möglich, sondern nur in den Gallblüten von Erfolg begleitet ist. Gerade deshalb aber wird eine Blüte nach der anderen angestochen und dadurch eine Reizung bewirkt, die vermehrten Nahrungszufluß, eine Hypertrophie des ganzen Receptaculums und die Samenbildung zur Folge hat. Parthenogenesis liegt nicht vor, sondern, wie Cunningham cytologisch feststellte, Nucellarembryonie.

Man könnte nun für *Ficus Roxburghii* annehmen, daß es sich um induzierte Adventivembryobildung handle. Cunningham kommt aber zu einer anderen Auffassung, und ich glaube, daß man ihm beipflichten muß. Er meint (1907, p. 81), „that in figs like *Ficus Roxburghii* we are dealing with organisms in which the female flowers are endowed with a potential capacity for parthenogenesis which is called into play on a

---

genesishypothese erklärt würde. Nennen wir den Anlagenkomplex der *Primula verticillata* A, den der *P. floribunda* B, so wäre die Formel für die diploiden Bastarde zwischen beiden Arten AB und für die tetraploide *P. kewensis* AB·AB. Wenn nun bei der letzteren die Verteilung der Anlagenkomplexe auf die Keimzellen so erfolgte, daß nur Gameten AB entstünden, was sehr wohl denkbar wäre, so ist klar, daß der Bastard konstant sein muß, da sich aus der Vereinigung der Gameten immer wieder Pflanzen von der Zusammensetzung AB·AB ergeben müssen (vgl. auch oben S. 167). Bei Bestäubung mit den Pollen der Elterarten soll *P. kewensis* ebenfalls wieder reine *P. kewensis* ergeben. Die Formeln für die beiden Rückkreuzungen wären AB·A und AB·B. Man müßte also annehmen, daß der Komplex AB sowohl über A wie über B dominierte. In der folgenden Generation allerdings müßte dann Aufspaltung in *P. kewensis* und die eine Elterart im Verhältnis von 3 : 1 erfolgen. Darüber scheint noch nichts bekannt zu sein.

large scale under the influence of the greatly increased nutritive activity and supply excited by the access of the insects to the interior of the fruits". (Natürlich ist die von CUNNINGHAM hier angewandte Bezeichnung Parthenogenesis für Nucellarembryonie nicht zulässig.) Nach dieser Auffassung wird also nicht etwa die Befähigung, Adventivembryonen zu bilden, durch den Reiz der Insektenstiche und ihre Folgen ausgelöst; sondern die Befähigung dazu steckt schon in der Pflanze darin, und der äußere Reiz bewirkt nur, daß die Entwicklungshemmung beseitigt wird, die ohne sein Eingreifen den Stillstand auf einem gewissen Stadium verursachen würde. Gerade so wie in den Blüten der Orchideen gewiß die Befähigung, Samenknospen mit befruchtungsreifen Embryosäcken auszubilden, vorhanden ist, aber auch erst durch einen äußeren Reiz, in diesem Falle normalerweise den Bestäubungsreiz zur Betätigung gebracht werden kann.

Für *Ficus Roxburghii* wird diese Auffassung noch besonders dadurch nahe gelegt, daß, wie CUNNINGHAM (1907, p. 59) mitteilt, auch die Entwicklung der männlichen Blüten in ihren Receptakeln nur dann fertig abläuft, wenn Insekten in die Blütenbehälter eingewandert sind. Der Pollen wird in Blüten von Receptakeln, in die kein Insekt eingedrungen ist, gar nicht reif, und die Mikrosporophylle bleiben auf ihrer unfertigen Entwicklungsstufe stehen, bis das ganze Receptaculum welkt und abfällt. Hier kann natürlich von einem Bestäubungsreiz überhaupt nicht die Rede sein; es sind hier ohne Zweifel allein die Folgen der Insektenstiche, die es bewirken, daß die Stamina sich weiter entwickeln. Aber die Fähigkeit, reife Staubblätter auszubilden, ist ganz gewiß bei der Pflanze an sich vorhanden, sie wird nicht erst durch die Folgen des Insektenstiches in die Pflanze hineingetragen. Was also durch den Außenreiz bewirkt wird, das ist nicht die Bildung von reifen Pollenkörnern und von Adventivembryonen, sondern nur die Weiterentwicklung überhaupt. Deren Bahnen sind durch die in der Pflanze steckenden Tendenzen vorgeschrieben, und auf diesen beruht es daher, daß bei *Ficus Roxburghii*, wenn überhaupt Weiterentwicklung eintritt, diese in der Form von Nucellarembryonie erfolgt.

Wenden wir die so gewonnenen Gesichtspunkte auf die vermeintliche induzierte Parthenogenesis der *Primula kewensis* an, so ergibt sich, daß, — immer vorausgesetzt, daß es sich wirklich um Parthenogenesis handelt, — auch hier der Pollenschlauchreiz keineswegs dem Ei die Fähigkeit, sich parthenogenetisch zu entwickeln, zu erteilen braucht. Vielmehr kann ebensogut angenommen werden, daß die Befähigung zur parthenogenetischen Entwicklung schon vorhanden ist, und daß durch die Bestäubung und ihre Folgen nur bewirkt wird, daß überhaupt eine Weiterentwicklung stattfindet. Tritt sie ein, dann erfolgt sie bei *Primula kewensis* durch Entwicklung der unbefruchteten Eizelle. Der Bestäubungsreiz würde sich danach nicht unmittelbar auf die Eizelle erstrecken in dem

Sinne, daß er ihr, die sonst entwicklungsunfähig wäre, die Entwicklungsfähigkeit verliehe, sondern er würde nur, etwa durch Veranlassung von Nahrungszufluß oder sonstwie, die Weiterentwicklung der ganzen Blüte und ihre Umbildung zur Frucht bewirken, wobei dann die Fähigkeit der Eizelle zur parthenogenetischen Embryobildung sich betätigen könnte. Es würde sich dann nicht um induzierte Parthenogenesis handeln. Denn die Entwicklungsfähigkeit der Eizelle würde nicht durch den Bestäubungsreiz hergestellt, müßte vielmehr als schon vorhanden angenommen werden. Nur die Voraussetzungen, unter denen sie sich betätigen könnte, würden erst durch den Bestäubungsvorgang und seine Folgen hergestellt. Die eigentliche Ursache der Parthenogenesis aber bliebe dabei unbekannt.

Diese Auffassung wird durch den Umstand nahegelegt, daß eben die Bestäubung nicht unbedingt nötig zur Samenbildung ist, weder bei dem Bastard *Primula kewensis*, noch bei dem einen Elter *Primula verticillata*. Sie ist aber vielleicht auch auf alle anderen Fälle von induzierter Parthenogenesis anwendbar, weil auch bei ihnen eine wichtige Vorbedingung, nämlich das Unterbleiben der Reduktionsteilung bei der Makrosporenkeimung, unabhängig vom Bestäubungsreiz ist. Gewiß ist mit der dadurch bedingten Entstehung einer diploiden Eizelle deren Entwicklungsfähigkeit noch nicht gegeben, und es ist natürlich auch an sich keineswegs ausgeschlossen, daß diese eben durch den Bestäubungsreiz und seine unmittelbaren Folgen hergestellt wird. Aber es zeigt doch, daß die Hinneigung zur Parthenogenesis schon vor aller Bestäubung in der Pflanze darin liegt, und daß man ihr Verhalten nicht einfach als eine durch die Bestäubung induzierte Parthenogenesis deuten kann. Damit stimmt durchaus überein, daß bei Pflanzen, bei denen diese innere Hinneigung zur Parthenogenesis nicht vorhanden ist, der Bestäubungsreiz zwar auch die Weiterentwicklung der Blüte, unter Umständen sogar die Entstehung von Samen zur Folge haben kann, nicht aber die gleichzeitige Umbildung der Eizelle zum Embryo. So hat z. B. für *Gastrodia elata* Kusano (1915) gefunden, daß Bestäubung der Blüten mit dem Pollen von *Bletia hycinthina* bewirkte, daß sich Früchte und Samen von normaler Form und Größe ausbildeten; eine Befruchtung hatte nicht stattgefunden, und die Samen waren ohne Embryonen. Letzteres in diesem Falle übrigens auch dann, wenn, was bei *Gastrodia elata* nicht selten vorkommt, die Eizellen diploid waren. Es genügen also das Vorhandensein diploider Eizellen und eine an sich sehr weitgehende Wirksamkeit des Bestäubungsreizes durchaus noch nicht, Parthenogenesis auszulösen.

Übrigens haben diese Überlegungen natürlich nur für den Fall Gültigkeit und Bedeutung, daß es „induzierte Parthenogenesis“ in dem von Ernst und anderen vorausgesetzten Sinne wirklich gibt. Bis jetzt steht der genaue Nachweis dafür aber noch aus, und vor allem die Beobachtung

an *Rhabditis aberrans* lehrt, wie vorsichtig man bei der Verwertung von scheinbar ganz eindeutigen Befunden sein muß.

Auch die oben (vgl. S. 61) angeführte Angabe von Przibram (1909), wonach ein Weibchen von *Sphodromantis bioculata* rein mütterliche Nachkommen lieferte, nachdem eine Spermatophore von *Mantis religiosa* in sie eingeführt worden war, ist nicht eindeutig und kann bis auf weiteres nicht, wie Przibram es will, als Anzeichen einer induzierten Parthenogenesis angesehen werden.

D. Über Auslösung der Parthenogenesis durch äußere Faktoren.

Über den Einfluß äußerer Faktoren auf das Zustandekommen der Parthenogenesis bei Pflanzen ist in den letzten Jahren nichts wesentlich Neues bekannt geworden. Ich kann auf meine früheren Erörterungen darüber verweisen (Winkler 1908, S. 126ff.). Es sind vor allen Dingen Veränderungen in den Ernährungsverhältnissen, die immer wieder als der Umstand bezeichnet werden, der die Parthenogenesis bewirkt oder sie fördern und beschleunigen soll. Auch Ernst (1918, S. 313ff.) erörtert ihren Einfluß. Bestimmtes läßt sich aus solchen Erörterungen aber nicht ableiten, da ohne experimentelle Entscheidung sich schwer oder gar nicht beurteilen läßt, ob die veränderten Ernährungsverhältnisse die Ursache oder nicht vielmehr nur die Begleiterscheinung der Parthenogenesis sind. Solche entscheidende Versuche stehen aber noch aus. Auch bei *Chara crinita* haben sie Ernst (1918, S. 88ff.) noch zu keinen greifbaren Ergebnissen geführt.

Daher kann ich mich an dieser Stelle darauf beschränken, in aller Kürze den Einfluß äußerer Faktoren auf die tierische Parthenogenesis zu besprechen an der Hand der im 2. Abschnitte dieses Werkes gewonnenen Ergebnisse.

Man wird an äußere Umstände als Antrieb zur Parthenogenesis bei Tieren besonders im Hinblick auf die Erfolge der Forschungen über die experimentell erzeugte Parthenogenesis denken. Die künstliche Parthenogenesis besteht bekanntlich darin, daß unter gewissen Versuchsbedingungen unbefruchtete Eier sich entwickeln, die sich unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht entwickelt hätten, es sei denn, sie wären befruchtet worden. Die abweichenden Bedingungen des Versuches, im allgemeinen chemische und physikalische Änderungen in der Umgebung des Eies, lösen also die parthenogenetische Entwicklung aus.

Es wäre nun gewiß möglich, daß Faktoren der Außenwelt wie bei der künstlichen so auch bei der natürlichen Parthenogenesis es wären, durch welche die Entwicklung der unbefruchteten Eier in jedem einzelnen Falle ausgelöst würde. Nur müßte angenommen werden, daß auf die natürlich parthenogenetischen Eier die „normalen“ Bedingungen so wirkten, wie auf die künstlich zur Parthenogenesis veranlaßten die „abnormen“. Die

Eier der natürlich-parthenogenetischen Tiere unterschieden sich dann von den befruchtungsbedürftigen nicht dadurch, daß sie die Befähigung zur Parthenogenesis besäßen, jene aber nicht; sondern diese Befähigung wäre allgemein bei allen Eiern vorhanden, könnte sich aber unter normalen Verhältnissen nur bei denjenigen zeigen, auf die eben diese normalen Bedingungen auslösend wirkten.

Das ist offenbar die Ansicht von Lécaillon (1910, p. 266), wenn er sagt: „Il est donc permis de conclure que l'origine de la parthénogénèse naturelle totale, comme celle de la parthénogénèse expérimentale, doit être cherchée dans l'aptitude qu'a en générale l'oeuf non fécondé d'évoluer comme le fait l'oeuf fécondé lui-même. Chez certaines espèces, diverses circonstances ont agi pour que cette aptitude se manifeste à son degré maximum, c'est-à-dire soit assez marquée pour que l'oeuf non fécondé soit capable de donner naissance à un organisme nouveau complètement formé.“

Angesichts der Tatsache, daß es für immer mehr Tierarten, selbst für Wirbeltiere (Frosch), gelingt, Bedingungen ausfindig zu machen, unter denen ihre Eier sich entwickeln, ohne befruchtet worden zu sein, ist die Ansicht in der Tat auch nicht ohne weiteres abzuweisen, daß die Befähigung zur Parthenogenesis in jedem Ei darinsteckt, aber nur unter ganz bestimmten äußeren Bedingungen sich betätigen kann. Freilich ist für unsere Erkenntnis der eigentlichen Ursachen der Parthenogenesis nicht allzuviel gewonnen, wenn wir sagen, natürlich-parthenogenetische Eier sind solche, auf die die natürlichen Bedingungen Parthenogenesis-auslösend wirken, und es müßte jedenfalls in jedem einzelnen Falle untersucht werden, welcher äußere Faktor oder welche Faktorengruppe den Antrieb gibt.

Man wird in erster Linie auch hier an die Ernährungsverhältnisse und an stoffliche Einflüsse denken, und so liegt die Annahme, daß äußere Bedingungen die Parthenogenesis auslösten, besonders dann nahe, wenn es sich um Eier handelt, die nachweislich in kräftigem Stoffaustausch mit ihrer Umgebung stehen. Das ist in besonders starkem Maße natürlich bei parasitischen Organismen der Fall.

Für die Eier von parthenogenetischen Blattwespen, soweit ihre Ablage in das Pflanzengewebe hinein erfolgt, hat van Rossum (1909, S. 216) unter ausdrücklichem Hinweis auf die Ergebnisse von Loeb u. a. bei ihren Versuchen, experimentell durch die Einwirkung von Chemikalien Parthenogenesis zu veranlassen, die Vermutung ausgesprochen, daß „de chemische werking van de sappen in het blad zou een dergelijken invloed kunnen hebben“. Zur Begründung weist er darauf hin, daß die Eier der Tenthrediniden, nachdem sie abgelegt worden sind, auf das Zwei- bis Dreifache ihres Raumgehaltes anschwellen, vermutlich durch Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Blatt. Das ist in der Tat allgemein der Fall (vgl. MacGillivray 1913, p. 58), und Sajo (1898, S. 245) hat es wahrscheinlich

gemacht, daß dabei auch wirklich ein Säfteaustausch zwischen Ei und Blatt stattfindet. Er sagt von *Lyda*-Arten: „Wenn auch die Eier an den Nadeln nur angeklebt und von den physiologischen Processen der letzteren unabhängig zu sein scheinen, so ist das doch nur ein Schein. Denn in Wirklichkeit ist das Ei an seiner Unterseite mit dem Safte der Föhrennadel in functioneller Verbindung, so daß ein Verdorren der Nadel auch ein Austrocknen des noch jungen Eies nach sich zieht. Die Mutterwespe ritzt die Nadeloberhaut an der Stelle, wo das Ei angeklebt wird, und durch die dünne Schale des letzteren findet eine Saftcommunication statt. Wahrscheinlich läßt das Ei in die freie Luft Wasser verdampfen und ersetzt dann diesen Verlust aus dem Safte der Kiefernadel, wobei nachträglich auch noch andere Nährstoffe aufgenommen werden können. Anderseits, wenn die Nadel austrocknet, so saugt sie wohl auch aus dem *Lyda*-Eie den kleinen Wasservorrath heraus und macht es verdorren. Bei den Tenthrediniden ist das überhaupt eine häufige, vielleicht sogar normale Erscheinung, namentlich im Kreise solcher Gattungen, welche ihre Eier in das Innere von Pflanzenorganen ablegen. Bei *Lophyrus rufus* [= *L. sertifer* Geoffr.] habe ich das sehr schön beobachten können. Im Herbst und Winter sind die in das Nadelgewebe eingebetteten Eier dieser Art so klein und unansehnlich, daß man wirklich Mühe hat, sie resp. die angestochenen Nadeln zu entdecken. Wenn aber im Frühjahre die Zeit der Eclusion nahe rückt, schwellen die Eierchen recht bedeutend an, so daß man die Brut ohne Schwierigkeit sogleich bemerkt. Dieses Anschwellen geht natürlich mit einer nachträglichen Nahrungsaufnahme Hand in Hand, so daß die betreffende Nadel für das Ei sozusagen einen zweiten ernährenden Mutterleib abgiebt. Die *Lyda*-Eier repräsentieren also die natürliche Brücke zwischen solchen Insekteneiern, welche in Hinsicht ihres Inhaltes ganz unabhängig von ihrer Umgebung sind (z. B. die Schmetterlingseier, wenigstens zum größten Theile) und zwischen jenen Eiern, die in ein nährendes Medium ganz eingebettet nachträglich noch bedeutend wachsen (wie der erwähnte Fall von *Lophyrus*)."

Nun wird allerdings von Baer (1915, S. 228, Anm. 2) bestritten, daß die Größenzunahme der Blattwespeneier nach der Ablage etwas mit einer nachträglichen Ernährung zu tun habe. Er schließt das daraus, daß es ihm gelang, frisch gelegte *Lyda*-Eier zu isolieren und, vor Vertrocknung geschützt, auf feuchtem Fließpapier wenigstens „bis zur Ausbildung eines großen Embryos zu bringen".

Aber für unsere Fragestellung ist es zunächst ohne Bedeutung, ob eine Nährstoffaufnahme aus dem Blatt stattfindet. Es genügt, wenn die Möglichkeit da ist, daß überhaupt aus dem Blatt flüssige Substanzen in das Ei übertreten. Und diese Möglichkeit kann nicht geleugnet werden angesichts der sonst nicht zu erklärenden erheblichen Größenzunahme der Eier. Man wird diese Möglichkeit auch für die Eier der in Tieren schmarotzenden Hymenopteren zugeben, auch wenn für sie zutreffen sollte,

was Weinland auf Grund seiner Untersuchungen für die (nichtparasitische) Muscide *Calliphora* angibt: daß nämlich im Eistadium das Tier ohne Zufuhr von äußerer Nahrung sich lediglich auf Kosten der in ihm enthaltenen Stoffe, besonders des Fettes, entwickelt (Weinland 1910, S. 509).

Ob solche Stoffe, deren Eindringen in die Eier also durchaus als möglich angesehen werden muß, nun aber Parthenogenesis-auslösend wirken können und tatsächlich auch wirken, das wird sich nicht so leicht entscheiden lassen. Man müßte schon die reifen, eben abgelegten oder aus dem Weibchen herauspräparierten Eier, so wie das Baer mit den befruchteten *Lyda*-Eiern getan hat, etwa auf feuchtem Fließpapier kultivieren und sehen, ob sie sich entwickeln. Ein negativer Ausfall dieses Versuches würde natürlich nicht beweisen, daß die in der natürlichen Umgebung auf das Ei einwirkenden Substanzen zur Auslösung der Entwicklung nötig wären, da die Entwicklungsunfähigkeit auf den ungünstigen Bedingungen der künstlichen Aufzucht beruhen könnte. Dagegen würde ein positives Versuchsergebnis darauf hindeuten, daß die erwähnten stofflichen Reize nicht nötig sind, daß vielmehr das Ei auch ohne sie entwicklungsfähig ist. Solche Versuche dürften aber besonders bei den entomophagen Hymenopteren recht schwierig auszuführen sein.

Bis auf weiteres sind wir jedenfalls auf indirekte Schlüsse angewiesen, die aber eine sichere Entscheidung nicht zulassen. Gewisse Anhaltspunkte würden sich z. B. ergeben, wenn, wie das die auffallende Verbreitung der Parthenogenesis unter den entomophagen Hymenopteren anzudeuten scheint, eine nähere Beziehung zwischen Parasitismus und Parthenogenesis bestünde. Aber eine solche besteht allgemein jedenfalls nicht, da es schon unter den Schlupfwespen eine ganze Anzahl von Arten gibt, die sich ausschließlich geschlechtlich vermehren, und da die parasitischen Tachiniden z. B. trotz ihrer Lebensweise, die mit derjenigen der parasitischen Hymenopteren völlig übereinstimmt, alle nichtparthenogenetisch sind (vgl. Howard und Fiske 1911, S. 95). Und auch dafür haben wir keine Anhaltspunkte, daß etwa bestimmte Wirte durch spezifische Reizstoffe die Parthenogenesis der Eier ihrer Schmarotzer auslösten. Es entwickeln sich im Gegenteil die Eier polyphager Parasiten, soweit sie überhaupt sich unbefruchtet entwickeln können, unter allen Umständen parthenogenetisch, ganz gleichgültig, in welchen Wirt sie abgelegt werden, so daß, wenn schon ein bestimmter Reizstoff in Frage käme, dieser dann in allen den verschiedenartigen Wirten der betreffenden Art enthalten sein müßte.

Bei Parasiten, die für einen bestimmten Wirt spezialisiert sind, könnte man immerhin annehmen, daß das Ei den Anstoß zur parthenogenetischen Entwicklung durch Stoffe erhielte, die sich eben nur in dem betreffenden Wirte fänden. Aber auch darauf ließe sich doch nur dann mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, wenn die Eier des betreffenden Parasiten tatsächlich in verschiedene Wirte abgelegt würden, aber nur in dem einen

zur Entwicklung kämen. Das ist indessen im allgemeinen nicht der Fall; vielmehr ist der Instinkt der Weibchen so eingerichtet, daß sie die Eier von vornherein nur in dem geeigneten Wirte ablegen, selbst wenn ihnen im Experiment nahe verwandte Arten zur Verfügung gestellt werden. So hat z. B. WITHINGTON (1909, p. 316 und 319) für *Lysiphlebus cerataphis* FITCH und *Ephedrus rosae* WITH. gezeigt, daß beide nur *Siphonophora rosae* RÉAUM. als Wirt benutzen, nicht aber *Toxoptera graminum* ROND., *Macrosiphum* sp., *Rhopalosiphum dianthi* SCHRANK und *Myzus persicae* SULZER.

VAN ROSSUM (1904a, S. XXVIII) hat darauf hingewiesen, daß eine auffallend große Anzahl der auf *Alnus* lebenden Tenthrediniden dauernd parthenogenetisch sind (*Cimbex connata*, *Croesus varus*, *Empria pulverata*, *Eriocampa ovata*, *Hemichroa alni*, *Hemichroa crocea*) und fragt auf Grund dieser Feststellung: „Kan het mogelijk zijn, dat de aard van het voedsel hierbij eenigen invloed heeft?“ Da aber auch z. B. die mit *Eriocampa ovata* nahe verwandte *Eriocampa umbratica* auf der Erle lebt, ohne zur Parthenogenesis befähigt zu sein, so wird es sich auch bei diesem Beispiel kaum um einen spezifischen stofflichen, von der Erle ausgehenden Einfluß handeln. —

Die Ernährungsverhältnisse im weitesten Sinne sind es aber wohl, die für die dauernde Parthenogenesis bei Blattläusen maßgebend sind. Das Verhalten der Blattläuse ist besonders lehrreich, weil es gewissermaßen ein Naturexperiment im großen zu unserer Frage darstellt. Im einzelnen brauche ich hier nicht darauf zurückzukommen, sondern kann auf die oben (S. 127ff.) gegebene Schilderung verweisen. Dort wurde auch schon auseinandergesetzt, daß es in erster Linie die gleichmäßigen Ernährungsverhältnisse sind, die es bewirken, daß in wärmeren Gegenden viele Aphiden sich dauernd parthenogenetisch fortpflanzen, aber auch darauf hingewiesen, daß nähere Untersuchungen darüber erforderlich und erwünscht sind. Auch für andere Tiergruppen, bei denen Beziehungen zwischen den Lebensverhältnissen und dauernder Parthenogenesis zu bestehen scheinen, so für die Rotatorien, Cladoceren, Chermesinen, Phylloxerinen usw. sei auf die Einzeldarstellung im 2. Abschnitte verwiesen.

Auch auf die Theorien, die biologische Gründe als Ursache der Parthenogenesis heranziehen, soll hier nicht näher eingegangen werden. Sie gründen sich im allgemeinen auf die Erwägung, daß Parthenogenesis — bei Tieren — überall da eingetreten ist, wo es darauf ankommt, günstige Lebensbedingungen in kürzester Zeit zu möglichst umfangreicher Vermehrung der Individuen auszunützen, und sie enthalten zweifellos manchen richtigen Gedanken und Hinweis. Doch läßt sich über sie nur im Zusammenhang mit der Heterogonie sprechen, und es wäre dazu also ein sehr großes weiteres Tatsachenmaterial zu berücksichtigen. Es liegt aber nicht in der Absicht dieses Werkes, die Betrachtung so weit auszudehnen, und es muß daher auf die in der zoologischen und allgemein biologischen Literatur verstreuten Erörterungen verwiesen werden, z. B. auf die Darlegungen von

Weismann (1891, S. 158ff. u. a. a. O.; vgl. auch Taschenberg 1892, S. 53ff. und Phillips 1903, p. 311f.).

Nur auf einen Punkt möchte ich noch kurz eingehen, der häufig in Zusammenhang mit der Entstehung der Parthenogenesis gebracht wird: auf die Sterilität im männlichen Geschlecht bzw. das Seltenerwerden oder Fehlen von Männchen überhaupt. Ich habe die Auffassung, wonach mangelhafte Ausbildung der Keimzellen im männlichen Geschlecht den Anlaß zur Einführung der parthenogenetischen Fortpflanzung gegeben haben soll, eine Auffassung, die von einigen botanischen Forschern vertreten wurde, früher eingehend erörtert und abgelehnt (Winkler 1908, S. 133ff.) und kann mich auf diese Darlegungen beziehen. Ernst (1918, S. 286ff.) schließt sich ihnen in der Hauptsache an, benutzt aber seinerseits die Tatsache, daß bei parthenogenetischen Pflanzen häufig Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Ausbildung auch der männlichen Keimzellen auftreten, zur Unterstützung seiner Hypothese vom hybriden Ursprung der parthenogenetischen Arten, indem er darauf hinweist, daß ganz ähnliche Störungen auch bei Bastarden zu beobachten sind. Diese Übereinstimmung zwischen Bastarden und parthenogenetischen Angiospermen „legt die Frage nahe, ob nicht bei den letzteren gleich wie bei den ersteren die Ursache dieser Störungen in einem vorausgegangenen Bastardierungsakt gegeben sein könnte“ (Ernst 1918, S. 316).

Gewiß läge es nahe, diese Frage zu bejahen, wenn es nicht erstens iine ganze Anzahl von Pflanzen gäbe, bei denen Pollensterilität vorhanden est, aber nicht auf Bastardierung beruht (vgl. z. B. Gates und Goodspeed 1916), und wenn nicht zweitens bei manchen parthenogenetischen Pflanzen solche Störungen bei der Entwicklung der männlichen Keimzellen fehlten. So z. B. bei *Selaginella rubricaulis* A. Br., deren Mikrosporen sich regelrecht entwickeln und bei der Keimung Spermatozoen ausbilden (Bruchmann 1912, S. 218), ferner bei *Thalictrum purpurascens*, bei verschiedenen parthenogenetischen *Taraxacum*-Arten, bei *Zephyranthes texana*, bei *Erigeron cfr. annuus*. Das zeigt doch, daß auch noch andere Erklärungsmöglichkeiten vorhanden sind als die von Ernst angedeutete.

Sehr verwickelter Art sind die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und dem Sterilwerden oder Verschwinden des männlichen Geschlechtes bei den Tieren. Vor allem deshalb, weil wir hier die drei verschiedenen Arten der Parthenogenesis, die Arrhenotokie, Thelytokie und Amphoterotokie zu unterscheiden haben.

Was die Arrhenotokie anbelangt, so liegt es nahe, sie als eine Regulationserscheinung aufzufassen, durch die das Seltenwerden oder vorübergehende Verschwinden der Männchen sofort wieder ausgeglichen wird. So faßt es z. B. Duesing (1884, S. 797) auf: „Der Ausfall der Befruchtung bei einem anomalen Mangel an Männchen und bei ungefähr gleichbleibenden Ernährungsverhältnissen bewirkt eine fast ausschließ-

liche Production von Männchen (Arrhenotokie). Diese gewährt den Nutzen, den Mangel an Männchen sofort wieder auszugleichen."

Aber so einfach, wie es auf den ersten Blick erscheinen mag, liegen die Dinge doch nicht. Zunächst ist natürlich zu bedenken, daß uns das für die Art vorliegende Bedürfnis nach der Erzeugung von mehr Männchen nicht im geringsten darüber aufklärt, warum die unbefruchteten Eier die Fähigkeit erlangen, sich zu entwickeln und Männchen zu liefern. Die Ausgleichung tritt also ein, weil die Befähigung zur Arrhenotokie vorhanden ist; nicht aber bewirkt das Bedürfnis nach der Ausgleichung die Arrhenotokie. Ferner aber müssen auch noch andere Voraussetzungen erfüllt sein, wenn eine Ausgleichung stattfinden soll. Denn eine solche kann natürlich nur dann eintreten, wenn zu der Zeit, wo die parthenogenetisch entstandenen Männchen die Geschlechtsreife erlangt haben, noch befruchtungsfähige Weibchen vorhanden sind. Das wird aber im allgemeinen nur bei solchen Tieren der Fall sein, die mehrere Generationsfolgen im Jahre haben, oder bei denen die Entwicklung der Männchen so rasch vor sich geht, daß sie noch ihre eigenen Mütter befruchten können.

Letzteres ist bei manchen Hymenopteren der Fall, wie z. B. bei *Melittobia* (vgl. oben S. 97f.), und Howard und Fiske (1911, p. 95) weisen darauf hin, daß in solchem Fall die Befähigung zur Arrhenotokie für die Verbreitung der Art von großem Vorteil sein kann, da ein einziges versprengtes unbefruchtetes Weibchen einen neuen Standort besiedeln könne. „It has been proved, that a single female of a strictly arrhenotokous species, may, through fertilization by her own parthenogenetically produced offspring, become the progenetrix of a race the vigor of which appears not to be immediately affected by the fact that their continued multiplication must be considered as the closest form of inbreeding." Sie beziehen sich dabei u. a. auf den früher (vgl. oben S. 101) geschilderten Versuch mit *Schedius kuvanae*, wobei ein Weibchen, nachdem es einige Eier abgelegt hatte, durch Kälte so lange im Zustande latenten Lebens gehalten wurde, bis sich die abgelegten Eier zu reifen Männchen entwickelt hatten. Dann wurde das Weibchen erwärmt, von ihren Nachkommen begattet, und es legte nun befruchtete Eier ab und lieferte weiterhin Nachkommen beiderlei Geschlechts.

Hier, im Versuche, war der Ausgleich wie man sieht dadurch ermöglicht, daß die Mutter so lange künstlich verhindert wurde, weitere Eier abzulegen, bis die männliche Nachkommenschaft herangewachsen war. In der Natur wird das aber natürlich nicht der Fall sein, das Weibchen wird alle seine Eier ablegen und daher, wenn die Männchen herangereift sind, entweder schon tot oder doch nicht mehr imstande sein, Eier abzulegen. Wenn daher der von Howard und Fiske angenommene Fall wirklich in der freien Natur eintreten soll, so muß noch etwas weiteres hinzukommen: nämlich die Fähigkeit des Weibchens, nur einige wenige Eier abzulegen und mit der weiteren Eiablage zu warten, bis Begattung eingetreten ist.

Dieser Fall ist aber in der Tat verwirklicht bei *Melittobia acasta* (vgl. oben S. 98). Bei dieser Art sind also wirklich alle Voraussetzungen vorhanden, die erfüllt sein müssen, damit durch die Arrhenotokie eine Ausgleichung des Männchenmangels herbeigeführt werde. Ohne Zweifel wird es noch andere derartige Fälle geben; aber sie werden kaum sehr häufig sein, so daß die vermeintliche ausgleichende Rolle der Arrhenotokie nicht von allgemeiner Bedeutung sein kann.

Auch die Arrhenotokie der Bienen kann nicht als Regulationserscheinung aufgefaßt und in Zusammenhang mit dem Bedürfnis nach der Erzeugung von mehr Männchen gebracht werden. Sie hat hier eine ganz andere Bedeutung: ohne sie wäre es der Bienenkönigin als der Eierlegemaschine des Bienenstaates ganz unmöglich, ihre Aufgabe, bestimmte Zellen mit männlichen, andere mit weiblichen Eiern zu bestiften, zu erfüllen. Denn wenn auch bei der Biene alle Eier befruchtet würden und aus diesen Männchen und Weibchen im üblichen Mengenverhältnis entstünden, so wäre kaum ein Vorgang denkbar, der die Königin darüber orientieren könnte, ob ein männliches oder ein weibliches Ei zur Ablage bereit ist. Die richtige Bestiftung ist daher nur dann möglich, wenn es von der Bienenkönigin selber abhängig gemacht wird, das Geschlecht des aus einem bestimmten Ei erwachsenden Individuums zu bestimmen. Nun sind aber bei der gewöhnlichen Befruchtung die Vorgänge, die über das Geschlecht des Keimes entscheiden, der willkürlichen Beeinflussung durch die Mutter entzogen, da sie sich innerhalb der Zelle nach festen Regeln abspielen. Wenn die Geschlechtsbestimmung also von der Mutterbiene abhängig gemacht werden sollte, so mußte sie in Zusammenhang gebracht werden mit einem von ihr willkürlich beeinflußbaren Vorgang. Und das ist eben die Besamung des Eies, die dank dem sicher arbeitenden Mechanismus der Spermapumpe und der Klappenvorrichtung des Eileiters (vgl. Adam 1912, S. 65) je nach Bedarf vorgenommen oder unterlassen werden kann. Daß es die Männchen und nicht die Weibchen sind, die aus den unbefruchteten Eiern hervorgehen, daß also Arrhenotokie und nicht Thelytokie eingeführt wurde, mag — von etwaigen cytologischen Gründen abgesehen — damit zusammenhängen, daß es nur dadurch möglich war, die Vorteile der Amphimixis beizubehalten; denn Thelytokie hätte natürlich zu dauernder Drohnenlosigkeit führen müssen. —

Auch die Beziehungen zwischen Thelytokie und dem Seltenwerden oder Verschwinden der Männchen sind offensichtlich nicht einfacher Art. Vor allem ist auch hier schwer zu entscheiden, ob der Männchenschwund der Einführung der Parthenogenesis vorausgeht oder ihre Folge ist. Es ist ja an sich eben das Wesen der Thelytokie, daß keine Männchen mehr erzeugt werden, und insofern ist Männchenschwund die Folge der Einführung thelytoker Parthenogenesis. Aber er braucht deswegen nicht endgültig zu sein. Wir haben ja gerade bei thelytoken Organismen eine ganze Anzahl von Beispielen dafür gefunden, daß neben der überwiegend

weiblichen Nachkommenschaft gelegentlich einige Männchen wieder auftreten (z. B. *Nematus erichsoni*, *Pristiphora fulvipes*, *Phanurus beneficiens* u. a.), und auch wo Thelytokie als Bestandteil heterogoner Zyklen auftritt, vermag sie ja in Arrhenotokie oder Amphoterotokie umzuschlagen. Diese Möglichkeit mag in vielen Fällen damit zusammenhängen, daß bei den betreffenden Organismen die Weibchen diploid, die Männchen dagegen haploid sind. Bei der gewöhnlichen thelytoken Parthenogenesis unterbleibt bei der Eibildung die Reduktionsteilung, so daß nur diploide weibchengebende Eier entstehen. Wenn aber gelegentlich oder unter dem Einfluß gewisser äußerer Umstände die Reduktionsteilung wieder stattfindet, so müssen haploide männchengebende Eier entstehen. Und offenbar ist die Fähigkeit, die Reduktionsteilung durchzuführen, bei den Weibchen thelytok parthenogenetischer Tiere vielfach noch vorhanden und gelangt unter gewissen Umständen zur Auslösung (vgl. z. B. das oben [S. 94] geschilderte interessante Verhalten von *Coccophagus lecanii*).

Darüber, wie das Seltenerwerden der Männchen bedingt sein und wie es zur thelytoken Parthenogenesis führen könne, hat sich, so viel mir bekannt ist, eingehender nur Reuter (1907) geäußert. Er fand bei der Milbe *Pediculopsis graminum* E. Reut. Eier von zweierlei Größe: aus den kleinen entstehen Männchen, aus den größeren Weibchen. Die Verschiedenheiten sind schon vor der Befruchtung vorhanden, so daß, wie Reuter (1907, S. 21) meint, „jede Beeinflussung des Geschlechts durch die Befruchtung gänzlich ausgeschlossen ist". Das Kleinerbleiben der Männcheneier hängt mit der nachweisbar schlechteren Ernährung der männlichen Oocyten zusammen. Nach Reuter soll aber nicht diese schlechtere Ernährung den männlichen Charakter der Oocyte bestimmen, sondern deren Eigenschaft als Oocyte männlicher Organisation soll vielmehr die schlechtere Ernährung bedingen. Die fertigen Männchen sind übrigens ebenfalls kleiner als die Weibchen und in mancher Hinsicht rückgebildet; es entstehen auch immer viel weniger Männchen als Weibchen. Reuter (l. c., S. 27) ist nun der Ansicht, es „ließe sich die geringe Frequenz der männlichen Eier, bzw. der ausgebildeten männlichen Individuen dadurch erklären, daß vorwiegend gerade die männlichen Oocyten, vermutlich ursprünglich in größerer Anzahl vorhanden, als schwächer konstituiert, in dem zwischen den Oocyten obwaltenden „Kampfe ums Dasein" zumeist unterliegen, abortiv werden und dann ihren käftigeren weiblichen Genossen zur Nahrung dienen. Es würde demnach eine „natürliche Auslese" sehr zugunsten des weiblichen Geschlechts stattfinden."

Im Anschluß daran entwickelt Reuter eine Theorie über die Entstehung der Parthenogenesis: „Führen wir denselben Gedankengang noch weiter, so läßt sich theoretisch der Fall denken, daß eine ähnliche Auslese der männlichen Oocyte progressiv in dem Maße vorkommen könne, daß schließlich eine völlige Unterdrückung derselben und dadurch das gelegentliche Verschwinden des männlichen Geschlechts eintritt. Hierdurch

kommt zwar gerade die Fähigkeit, sich parthenogenetisch fortzupflanzen, keineswegs zustande, wohl stellt sich aber diese Fortpflanzungsart für den Fortbestand der Art nunmehr als ein notwendiges Bedürfnis heraus. Es kommen bekanntlich viele Fälle gelegentlicher, bzw. fakultativer Parthenogenese vor. Unter Voraussetzung einer solchen innewohnenden fakultativen Parthenogenese läßt sich denken, daß eine derartige Unterdrückung des männlichen Geschlechts eben das Umsetzen der Fähigkeit in Tätigkeit veranlaßt. Durch Wiederholung ähnlicher Vorgänge könnte die gelegentliche Parthenogenese allmählich immer mehr eine konstitutionelle Befestigung erfahren und dann in eine mehr oder weniger regelmäßige, bzw. in eine zyklische Fortpflanzungsweise (Heterogonie) übergehen" (l. c., S. 28).

Pediculopsis graminum selbst ist nun zwar nicht parthenogenetisch, „diese in vieler Hinsicht sehr interessante Milbe scheint aber einen Weg anzudeuten, auf dem die Notwendigkeit des Realisierens einer fakultativen Parthenogenese eintreten kann. Von keinem geringen Interesse ist hierbei einerseits die Tatsache, daß wir die Unterdrückung zahlreicher Oocyten direkt konstatieren können, andererseits der Umstand, daß diese Oocyten aller Wahrscheinlichkeit nach, wenigstens vorwiegend, männliche Oocyten sind, und ferner, daß die Ursache dieser Unterdrückung ungezwungen eine befriedigende Erklärung findet. Bei *Pediculopsis* ist die geringe Frequenz der männlichen Individuen theoretisch nur als eine Etappe auf dem Wege zum Eintreten jenes Bedürfnisses parthenogenetischer Fortpflanzung aufzufassen. Ist aber diese Fortpflanzungsart einmal ins Leben gerufen worden, so dürfte sie wohl eine mehr oder weniger ausgesprochene Befestigung erfahren können" (l. c., S. 29).

Der sicherlich sehr beachtenswerte Gesichtspunkt, den Reuter mit diesen Darlegungen in die Erörterungen über die Parthenogenesis hineinbringt, vermag nun m. E. zwar das Seltenerwerden der Männchen bis zu einem gewissen Grade verständlich zu machen, nicht aber, einen notwendigen Zusammenhang zwischen dieser Erscheinung und dem Eintreten der Parthenogenesis aufzuzeigen. Denn die Befähigung zu „fakultativer" Parthenogenesis wird doch eben als „innewohnend" vorausgesetzt und nun versucht, den Übergang von fakultativer zu dauernder Parthenogenesis in Zusammenhang mit dem stärker werdenden Männchenschwund zu bringen. Indessen ist nicht recht einzusehen, warum, wenn dies auf dem Kampf um die Nahrung zwischen den männlichen und weiblichen Oocyten beruhende Seltenerwerden der Männchen den Bestand der Art zu bedrohen beginnt, nicht anstatt der Parthenogenesis einfach die Beseitigung dieses schädlichen Kampfes angestrebt werden sollte. Ist er doch auch bei anderen Organismen nicht vorhanden oder aber so eingestellt, daß ein nützliches Mengenverhältnis zwischen beiden Geschlechtern sich ergibt.

Was endlich die Amphoterotokie anbetrifft, so ist sie als dauernde alleinige Parthenogenesisform unmöglich. Denn wenn aus den unbe-

fruchteten Eiern immer wieder Individuen beiderlei Geschlechtes hervorgehen, dann ist entweder die Erzeugung von Männchen ganz überflüssig da die Eier ja doch ohne ihre Mitwirkung entwicklungsfähig sind, oder aber die fernere Parthenogenesis ist überflüssig, da ja doch Männchen und Weibchen vorhanden sind. Bestehen bleiben kann also die Amphoterotokie nur innerhalb heterogoner Zyklen im Wechsel mit Amphimixis. Im übrigen wird sie in Thelytokie übergehen müssen.

V. Abschnitt.

Zur Definition der Begriffe Parthenogenesis und Apogamie.

Die Erörterungen der vorangegangenen Abschnitte können in mancher Hinsicht dazu beitragen, die Begriffsbestimmungen der Parthenogenesis und Apogamie schärfer zu fassen. Allgemein anerkannte Definitionen dafür haben wir noch nicht, und auch Ernst in seinem neuen Buche legt den beiden Worten wieder eine etwas andere Bedeutung bei als seine Vorgänger. Eine erneute Erörterung der ganzen Frage ist daher nicht zu umgehen.

A. Über die Bezeichnungen „generative" und „somatische" Parthenogenesis.

Um die Parthenogenesis und Apogamie, die an haploidkernigen Zellen vor sich gehen, zu unterscheiden von der Parthenogenesis und Apogamie, bei denen die Ausgangszellen die diploide Chromosomenzahl in ihren Kernen führen, hatte ich (Winkler 1904, S. 579) die Bezeichnung „generativ" für den ersteren, „somatisch" für den letzteren Fall vorgeschlagen. Diese Bezeichnungen sind zuerst von Hartmann (1909, S. 11) durch die Worte „haploid" für „generativ" und „diploid" für „somatisch" ersetzt worden, weil, wie Hartmann meint, diese Namen „gleich den Inhalt des Begriffes ausdrücken, was bei somatisch und generativ nicht der Fall ist. Letztere Namen werden zudem sonst in ganz anderem Sinne (nach Weismann) gebraucht und können somit leicht Verwirrung hervorrufen". Auch Renner (1916, S. 350) und Ernst (1918, S. 8 Anm.) ziehen die Hartmannschen Bezeichnungen vor. Andere, so O. Hertwig (1912, S. 354) auch für die tierische Parthenogenesis, Böös (1917, S. 28ff.) und Armbruster, Nachtsheim, Roemer (1917, S. 278) schließen sich meiner Benennung an, teils aus Gründen der Priorität, teils, weil, wie die letztgenannten Forscher sagen, „ein triftiger Grund gegen die Verwendung der Winklerschen Bezeichnungen nicht vorliegt".

Nun handelt es sich hier ja nur um eine Nomenklaturfrage, die an sich etwas Nebensächliches ist, und es ist im grunde natürlich ziemlich gleichgültig, ob man die eine oder die andere Bezeichnungsweise verwendet. Indessen sollte man, um unnötige Verwirrung zu vermeiden, eine einmal eingebürgerte und genau definierte Bezeichnung doch nur dann zugunsten einer anderen verwerfen, wenn die neue Benennung nachweislich besser als die alte ist. Das ist aber bei den Hartmannschen Ausdrücken keineswegs der Fall, die im Gegenteil weit mehr geeignet sind, Unklarheit und Verwirrung zu schaffen, als die älteren Namen.

Und zwar in erster Linie deswegen, weil somatische und generative Parthenogenesis und Apogamie auch denkbar sind bei anderen als haploiden oder diploiden Organismen, so etwa bei triploiden oder tetraploiden Arten. Nehmen wir z. B. an, die tetraploide *Primula kewensis farinosa* sei, wie vermutet worden ist (vgl. oben S. 175) parthenogenetisch, und zwar somatisch parthenogenetisch. Die Chromosomenzahl der sich entwickelnden Eizellen dieser Pflanze wäre tetraploid, nicht diploid; trotzdem müßte man nach der Hartmannschen Nomenklatur von diploider Parthenogenesis sprechen. Kämen aber bei dieser Art auch reduzierte Eizellen vor, und wären auch diese parthenogenetisch, dann wäre das nach Hartmann haploide Parthenogenesis, obwohl doch die Eizellen diploid wären. Oder wenn etwa bei einer nach der bekannten Methode von Gerassimoff diploid gemachten *Spirogyra* Parthenosporen entstünden oder ihre Gameten künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung veranlaßt würden, dann müßte das nach der Hartmannschen Bezeichnungsweise haploide Parthenogenesis genannt werden, obwohl doch gerade die diploide Chromosomenzahl vorläge.

Da wir nun aber zahlreiche tetraploide und auch sonstwie heteroploide Organismen kennen, so wäre es nicht zweckmäßig, auf eine bei ihnen vorkommende Parthenogenesis die Hartmannschen Termini anzuwenden, da sie durchaus mißverständlich wären.

Wenn man also die Ausdrücke „somatisch“ und „generativ“ durch solche ersetzen wollte, die, um Hartmanns Worte zu gebrauchen, „gleich den Inhalt des Begriffes ausdrücken“, also auf den Kernphasenwechsel Bezug nehmen und andeuten, daß die eine Art von Parthenogenesis und Apogamie mit der die Haplophase der betreffenden Art kennzeichnenden, die andere mit der die Diplophase kennzeichnenden Chromosomenzahl durchgeführt wird, dann müßte man etwa „haplophasige“ und „diplophasige“ Parthenogenesis und Apogamie unterscheiden. Aber diese Bezeichnungen sind wenig schön und leiden überdies unter dem Mangel, daß sie mißverständlich wirken können, wie übrigens auch die Ausdrücke Haplophase und Diplophase selbst.

Denken wir wieder an heteroploide Organismen, etwa die tetraploiden Formen von *Solanum.* Auch sie haben natürlich ihre Haplophase und ihre Diplophase. Aber die Haplophase ist bei ihnen gerade nicht durch die

haploide, sondern durch die diploide Chromosomenzahl gekennzeichnet, und die Diplophase hat nicht die diploide, sondern die tetraploide Chromosomenzahl. Ähnliche Schwierigkeiten ergeben sich auch für die Fälle, wo der Kernphasenwechsel ausfällt, wie bei der Parthenogenesis. Es dürfte sich daher empfehlen, auch für die beiden Stufen des Kernphasenwechsels Ausdrücke zu wählen, die sich nicht unmittelbar auf die haploide und diploide Chromosomenzahl selbst beziehen. Ich schlage die Ausdrücke Gamophase für Haplophase und Zygophase für Diplophase vor. Gamophase soll andeuten, daß in dem so benannten Abschnitt des Kernphasenwechsels die reduzierte Chromosomenzahl vorkommt, wie sie normalerweise für die Gameten wesentlich ist; Zygophase soll andeuten, daß in diesem Abschnitt des Kernphasenwechsels die Chromosomenzahl vorkommt, wie sie normalerweise durch die Befruchtung in der Zygote hergestellt wird.

Man könnte nun anstatt von „generativer" und „somatischer" Parthenogenesis und Apogamie von „gamophasiger" und „zygophasiger" reden. Indessen sind die Ausdrücke so unschön, daß ich es vorziehe, bis auf weiteres an den alten Bezeichnungen festzuhalten. Es muß nur eben ein für allemal festgesetzt werden, daß somatische Parthenogenesis diejenige heißen soll, bei der das Ei mit der für die Zygophase (Diplophase) der betreffenden Art charakteristischen Chromosomenzahl in Entwicklung tritt, generative Parthenogenesis dagegen diejenige, bei der das Ei die der Gamophase (Haplophase) der betreffenden Art zukommende Chromosomenzahl führt.

B. Über die Begriffe Parthenogenesis und Apogamie.

Um die Begriffe Parthenogenesis und Apogamie gegeneinander abzugrenzen, hatte ich (Winkler 1907, S. 9ff.) die Entstehungsweise des Embryos entweder aus einer Eizelle oder aus einer Körperzelle benutzt: im ersteren Falle liegt Parthenogenesis vor, im letzteren Apogamie. Strasburger dagegen trennt die beiden Erscheinungen voneinander auf Grund der Unterschiede in den Chromosomenzahlen der sich ohne Befruchtung entwickelnden Eier: beim Vorhandensein der reduzierten Chromosomenzahl spricht er von Parthenogenesis, beim Vorhandensein der unreduzierten Zahl von Apogamie.

Ernst (1918, S. 142ff.) nimmt nun wieder eine neue Unterscheidung nach einem anderen Gesichtspunkt vor. Das erscheint ihm notwendig, weil bei den bisherigen Versuchen, die beiden Begriffe zu bestimmen, ein wesentlicher Punkt übersehen worden sei, nämlich das verschiedene Verhalten der als parthenogenetisch und apogam bezeichneten Pflanzen hinsichtlich normaler sexueller Fortpflanzung. Es sei leicht begreiflich, daß man das bislang übersehen habe, da man allgemein angenommen habe, daß Parthenogenesis und Apogamie allmählich aus fakultativ apo-

miktischen Vorgängen entstanden seien. Nun aber hätten seine Befunde an *Chara crinita* ergeben, daß hier andere Zusammenhänge vorlägen, — daß nämlich die Parthenogenesis plötzlich aus normaler Bisexualität hervorgegangen sei, und zwar unter vollem Geschlechtsverlust der parthenogenetisch gewordenen Form, — und diese Zusammenhänge würden für die Abgrenzung der Begriffe Parthenogenesis und Apogamie gegeneinander maßgebend. Und so definiert er Parthenogenesis als „die spontan oder durch äußere Einflüsse induzierte Entwicklung von Gameten (i. b. Eizellen) einer sexuell differenzierten und sexuell funktionsfähigen Pflanzen- oder Tierart", und Apogamie als die „obligat apomiktische Vermehrung der Nachkommenschaft von Bastarden aus Eizellen und somatischen Zellen di- oder polyploider Gametophyten".

Ich glaube nun nicht, daß diese Definitionen einen Fortschritt für unsere Erkenntnis des Parthenogenesis-Problems darstellen.

Was zunächst die nach Ernst „bis anhin ganz allgemein angenommene" Ansicht anbelangt, daß die obligate Parthenogenesis und Apogamie allmählich aus fakultativ apomiktischen Vorgängen entstanden sei, welche Ansicht nach Ernst wegen seiner Befunde an *Chara crinita* zugunsten der Hypothese einer plötzlichen Entstehung beider Erscheinungen zu verlassen sei, so wurde im ersten Abschnitte dieses Werkes gezeigt, daß die Ernstsche Deutung seiner Befunde an *Chara crinita* sehr unwahrscheinlich ist. Es fällt damit die positive Unterstützung weg, die er für seine Definition ins Feld führen konnte. Andererseits hat uns die Übersicht über das Vorkommen dauernder Parthenogenesis bei Tieren z. B. bei den Nematoden und gewissen Chermesinen Beispiele dafür geliefert, daß die Parthenogenesis — und zwar unter Umständen, die Bastardierung als Ursache ausschließen — allmählich und nicht plötzlich entstanden ist. Wir haben hier alle Übergänge von normaler Geschlechtlichkeit bis zu typischer Parthenogenesis und können deren Entstehung schrittweise verfolgen (es sei auf früher Gesagtes verwiesen, vgl. oben S. 27ff.; 117ff.). Meines Erachtens kann unter diesen Umständen die Ansicht, daß auch bei den Pflanzen sich die Parthenogenesis allmählich herausgebildet hat, nicht als erschüttert gelten[1]).

In den Ernstschen Definitionen selbst ist allerdings der Umstand der plötzlichen Entstehungsweise von Parthenogenesis und Apogamie nicht enthalten. Der wichtige neue Gesichtspunkt, der zur Unterscheidung beider Fortpflanzungsarten benutzt wird, ist, daß Parthenogenesis nur bei Organismen vorkommen kann, die sexuell funktionsfähig sind, während Apogamie stets mit Geschlechtsverlust verbunden sein muß.

Läßt man diesen Gesichtspunkt gelten, dann erweist sich freilich die Definition der Parthenogenesis als nicht für alle Fälle ausreichend. Wie ist es z. B. mit *Chara crinita*? Ist sie nach den Ernstschen Defini-

[1]) Womit aber natürlich nicht geleugnet werden soll, daß Fälle von plötzlicher Entstehung der Parthenogenesis vorkommen können.

tionen parthenogenetisch oder apogam? Ernst selbst bezeichnet sie stets als apogam. Aber nach seiner eigenen Definition liegt Parthenogenesis dann vor, wenn sich die Eizelle einer sexuell differenzierten und sexuell funktionsfähigen Pflanzenart spontan entwickelt. Nun gibt es aber, wie Ernst gezeigt hat, neben der parthenogenetischen *Chara crinita* noch eine sexuelle. Die Art als solche betrachtet ist also sexuell differenziert und sexuell funktionsfähig; die sich ohne Befruchtung entwickelnde Form müßte daher parthenogenetisch, nicht apogam sein. Ernst wird dagegen einwenden, daß er ja die spontan entwicklungsfähige *Chara* „*crinita*" gar nicht als zu dieser Art gehörig ansehe, daß er vielmehr in ihr einen metroklinen Bastard zwischen der genannten und irgendeiner anderen *Chara*-Art erblicke. Wie aber ist es dann z. B. mit *Thalictrum purpurascens*? Hier kommen nebeneinander in derselben Infloreszenz befruchtungsbedürftige und spontan entwicklungsfähige Eizellen vor. Die Art als solche ist also sexuell differenziert und sexuell funktionsfähig; die spontane Entwicklungsfähigkeit einiger ihrer Eizellen müßte also nach Ernst als Parthenogenesis aufgefaßt werden. Trotzdem spricht Ernst auch hier von Apogamie. In solchen Fällen versagt also das Merkmal des völligen Geschlechtsverlustes der Art als Prüfstein für das Vorhandensein von Parthenogenesis oder Apogamie.

Das gilt auch für diejenigen parthenogenetischen Pflanzen, bei denen die männlichen Keimzellen sich normal ausbilden und funktionsfähig sind, z. B. *Selaginella rubricaulis*, *Thalictrum purpurascens*, *Zephyranthes texana*, *Erigeron cfr. annuus* und andere. Hier kann von völligem Geschlechtsverlust doch keine Rede sein. Liegt nun Parthenogenesis oder Apogamie vor? Ernst spricht auch in diesen Fällen von Apogamie, könnte aber nach seinen eigenen Begriffsbestimmungen sie auch als eine Art Parthenogenesis ansehen.

Es läßt sich freilich verstehen, warum Ernst auf das Merkmal des völligen Geschlechtsverlustes so großes Gewicht legt und es zur Unterscheidung von Parthenogenesis und Apogamie benutzt. Für seine Theorie, wonach Bastardierung die Ursache der Apogamie sein soll, ist es nämlich unbedingt nötig, beide Erscheinungen so zu scheiden, wie er es tut. Denn wenn Parthenogenesis immer neben sexueller Vermehrung vorkommen, Apogamie dagegen notwendig mit Geschlechtsverlust verknüpft sein muß, dann müssen alle diejenigen Fälle als Apogamie und können nicht als Parthenogenesis angesehen werden, wo die Fortpflanzung durch spontane Entwicklung unbefruchteter Eier als alleinige Vermehrungsweise vorhanden ist und nicht mehr oder weniger regelmäßig mit sexueller Fortpflanzung abwechselt. Nun kennen wir aber aus dem Tierreiche sehr zahlreiche Beispiele dafür, daß spontane Entwicklung unbefruchteter Eier in heterogonischem Wechsel oder sonstwie mit Amphimixis vergesellschaftet auftritt, wie z. B. bei der Biene oder den Blattläusen. Daß dies Verhalten als Parthenogenesis zu verstehen und zu bezeichnen ist, ist nie

bezweifelt worden. Bastardierung als Ursache scheidet hier aber völlig aus. Solche Fälle müssen daher von Ernst abgesondert werden; denn wenn einheitlich jede Entwicklung unbefruchteter Eier als Parthenogenesis aufgefaßt wird, dann entsteht für die Bastardierungshypothese die Schwierigkeit, daß ihr Erklärungsgrundsatz nur für einen Teil der Fälle herangezogen werden kann.

Aus diesem Grunde also werden die Fälle, wo spontane Eientwicklung in Verbindung mit Sexualität auftritt, von denjenigen streng geschieden, wo voller Geschlechtsverlust eingetreten ist; nur im ersteren Falle wird von Parthenogenesis gesprochen, nur im letzteren von Apogamie, und Bastardierung als Ursache wird nur für die Apogamie angenommen.

Aus dem gleichen Grunde wird ein starker Gegensatz zwischen der tierischen und der pflanzlichen spontanen Embryobildung geschaffen: bei ersterer soll keinerlei Schwächung oder gar völlige Einbuße der geschlechtlichen Fortpflanzung nebenher gehen, da der Entwicklungskreislauf der parthenogenetischen Tiere immer wieder zur Bildung von Individuen führe, die im geschlechtsreifen Zustande zu normaler geschlechtlicher Fortpflanzung befähigt seien. Bei den vermeintlich diploid parthenogenetischen Pflanzen dagegen handele es sich nicht um einen Fortpflanzungsmodus einzelner Individuen oder einzelner Entwicklungsstadien in einem größeren Entwicklungszyklus, sondern um eine die sexuelle Vermehrung der betreffenden Art überhaupt ersetzende Fortpflanzungsform. Daher denn auch folgerichtig nur bei den Tieren von Parthenogenesis, bei den Pflanzen dagegen von Apogamie gesprochen wird (Ernst 1918, S. 145, 150ff.).

Wenn nun dieser Unterschied zwischen der tierischen und der pflanzlichen Parthenogenesis, der vom Standpunkte der Ernstschen Bastardierungshypothese aus unbedingt gemacht werden muß, tatsächlich durchgehends in dem von der Theorie geforderten Sinne bestünde, dann läge darin wohl auch eine Unterstützung der Theorie selbst. Indessen geht Ernst bei der Heranziehung der tierischen Parthenogenesis vielfach von unrichtigen Voraussetzungen aus. Insbesondere stimmt seine Grundvoraussetzung, daß nämlich bei den Tieren Parthenogenesis nicht dauernd als einzige Fortpflanzungsweise, sondern nur im Wechsel mit Amphimixis oder neben ihr vorkomme, nicht mit den Tatsachen überein. Es gibt im Gegenteil, wie im zweiten Abschnitte dieses Werkes nachgewiesen worden ist, eine sehr große Anzahl von Tieren aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen, die sich dauernd und ausschließlich vermittels unbefruchteter Eier vermehren, sich also durchaus ebenso verhalten wie die parthenogenetischen Pflanzen. Ernst müßte dann auch das Verhalten dieser Tiere als Apogamie bezeichnen, dann aber seine Definition der Apogamie und damit den Grundgedanken seiner ganzen Hypothese aufgeben. Denn danach soll Apogamie die obligat apomiktische Vermehrung der Nachkommenschaft von Bastarden aus Eizellen und somatischen Zellen

diploider oder polyploider Gametophyten sein. Bei den genannten Tieren kann aber Bastardierung als Ursache für ihre Parthenogenesis in den meisten Fällen unter keinen Umständen angenommen werden.

Entweder also die sich dauernd mit unbefruchteten Eiern vermehrenden Tiere sind parthenogenetisch: dann stimmt für sie die Ernstsche Definition der Parthenogenesis nicht, — oder sie sind apogam: dann trifft für sie die Ernstsche Definition der Apogamie nicht zu.

Zur Unterstützung seiner Auffassung, wonach die parthenogenetischen Tiere sexuell differenzierten und sexuell funktionsfähigen Arten angehörten, führt Ernst (1918, S. 153) an, daß bei ihnen „die parthenogenetisch entstehenden Eier immer noch zu sexuellen Umstimmungen befähigt" seien. Auch das trifft in dieser Allgemeinheit nicht zu. Bei manchen Tieren, wie z. B. bei der Biene oder bei *Pimpla instigator*, wird überhaupt nur eine Art von Eiern gebildet, die alle zugleich entwicklungs- und befruchtungsfähig sind; sie bedürfen also, um befruchtet zu werden, keiner „Umstimmung". In anderen Fällen sind die Eier entweder notwendig parthenogenetisch, wie z. B. die der agamen Generation der Cynipiden, oder notwendig befruchtungsbedürftig, wie z. B. die der sexuellen Generation der Cynipiden und in beiden Fällen sind sie nachweislich keiner Umstimmung fähig. Die Eier der agamen Generation sind im Gegenteil genau so obligat parthenogenetisch wie die irgendeiner parthenogenetischen höheren Pflanze, ebenso wie die Eier der sexuellen Generationen nicht nur der Cynipiden, sondern auch der Daphnien, Aphiden usw. durchaus unfähig zu parthenogenetischer Entwicklung, also auch nicht unstimmbar sind.

Wenn Ernst (1918, S. 153) also behauptet, „daß drei Formen parthenogenetischer Fortpflanzung im Tierreich, künstliche haploide Parthenogenesis, wie natürliche haploide und diploide Parthenogenesis in keiner Weise mit einer Schwächung oder gar einer völligen Einbuße der geschlechtlichen Fortpflanzung verbunden sind", so gilt das auch für die im Kreislauf der Heterogonie auftretende Parthenogenesis nur dann, wenn man den ganzen Entwicklungszyklus der Art in Betracht zieht. Für die parthenogenetischen Formen selbst innerhalb der Heterogonie trifft es nicht zu, und ebensowenig für die dauernd parthenogenetischen Tiere. Bei letzteren ist vielmehr in den meisten Fällen die geschlechtliche Vermehrung völlig verloren gegangen, *und* bei manchen Gruppen läßt sich ganz deutlich die allmähliche Schwächung der Sexualität erkennen.

So z. B. bei den Nematoden, bei denen sich das darin ausspricht, „daß die Männchen mit der Entwicklung von der getrenntgeschlechtlichen Fortpflanzung zum Hermaphroditismus und von diesem zur Parthenogenese mehr und mehr an Zahl abnehmen, bis sie bei Arten mit vollkommener Parthenogenese ganz ausfallen" (Krueger 1913, S. 97). Die Männchen, die noch entstehen, haben entweder gar keinen oder stark geschwächten sexuellen Instinkt. Die Beobachtung über den sexuellen Instinkt

parthenogenetischer Tiere wird vielleicht noch manchen Anhaltspunkt zur Beurteilung unserer Frage geben können. Bislang ist noch nicht allzuviel darüber bekannt. Für *Hydatina senta* und *Asplanchna* unter den Rotatorien wird angegeben (Maupas 1890, Whitney 1913), daß die Männchen auch mit den obligat parthenogenetischen Weibchen kopulieren, und daß die Weibchen die Begattung auch zulassen. Da aber, wenigstens bei *Asplanchna*, auch die Männchen unter sich kopulieren und sich gegenseitig Sperma in den Körper spritzen, so läßt sich daraus nicht auf das Vorhandensein von sexuellem Instinkt bei den Weibchen schließen. Bei *Artemia salina* (Phyllopod.) beobachteten Weismann und Ischikawa (1888, S. 579) einmal, daß ein Männchen an parthenogenetischen Weibchen Begattungsversuche machte. Die Weibchen schüttelten es aber ab und ließen sich nicht zur Begattung herbei. Genau das gleiche wurde von Osborne und von van Rossum an den Blattwespen *Abia fasciata* und *Pseudoclavellaria amerinae* gefunden (vgl. oben S. 82).

Wie dem auch sei, diese wenigen Beispiele beweisen jedenfalls schon, daß auch bei den Tieren die Parthenogenesis eine Schwächung und ein schließliches gänzliches Verlöschen der Sexualität zur Folge haben kann. Auch in dieser Hinsicht besteht demnach der starke Unterschied zwischen der tierischen und pflanzlichen Parthenogenesis, den Ernst behauptet, nicht. —

Aus alledem ergibt sich wohl, daß die Ernstschen Definitionen der Begriffe Parthenogenesis und Apogamie keinen Fortschritt bringen; sie führen im Gegenteil notwendig zu Widersprüchen, wenn man sie auf die tierische Parthenogenesis anwenden will. Gewiß verdient eine Begriffsumgrenzung den Vorzug, die auf Pflanzen wie auf Tiere in gleicher Weise anwendbar ist, und das gilt von den Definitionen, wie ich sie früher gegeben habe. Es dürfte sich daher vorerst noch empfehlen, diese beizubehalten und die Ernstschen zu verwerfen, um so mehr, als die letzteren unlöslich mit der Bastardierungshypothese verknüpft sind, die noch nicht als genügend begründet angesehen werden kann.

Literaturverzeichnis.

Die mit einem * gekennzeichneten Werke waren mir im Original nicht zugänglich.

Abonyi, S. (1911a), A levéllábú petéinek kikeléséről. Allattani közlemények, 10, 1911, p. 171—176. (Kurze deutsche Zusammenfassung p. 229: Über die Entwicklung der Phyllopodeneier.)

— (1911b), A Limnadia lenticularisról. Allattani közlemények, 10, 1911, p. 204—210.

Adam, A. (1912), Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zoologische Jahrbücher, Bd. 35, Abt. für Anatomie, 1912, S. 1—74; Taf. 1—3.

Adler, H. (1881), Über den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 35, 1881, S. 151—246; Taf. 10—12.

Afzelius, K. (1916), Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 10, 1916, S. 183—227.

Agar, W. E. (1914), Parthenogenetic and Sexual Reproduction in Simocephalus vetulus and other Cladocera. Journal of Genetics, Vol. 3, 1913/14, p. 179—194.

Alm, G. (1916), Monographie der schwedischen Süßwasser-Ostracoden nebst systematischen Besprechungen der Tribus Podocopa. Zoologiska Bidrag fran Uppsala, Bd. 4, 1916, S. 1—248; Taf. 1.

Armbruster, L. (1914), Probleme des Hummelstaates. Biologisches Centralblatt, Bd. 34, 1914, S. 685—707; Taf. 2.

— (1916), Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen. Zugleich ein Beitrag zur Erforschung der Parthenogenese, sowie der Stammesgeschichte der Bienen. Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik, Bd. 40, 1915/1917, S. 323—388.

—, *Nachtsheim, H.* und *Roemer, Th.* (1917), Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Experimentum crucis theoriae mendelianae. Zeitschr. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 17, 1917, S. 273—355.

Artom, C. (1906), Ricerche sperimentali sul modo di reprodursi dell' Artemia salina Lin. di Cagliari. Biologisches Centralblatt, Bd. 26, 1906, S. 26—32.

— (1911), Analisi comparativa della sostanza cromatica nelle mitosi di maturazione e nelle prime mitosi di segmentazione dell'uovo dell'Artemia sessuata di Cagliari (univalens) e dell'uovo dell'Artemia partenogenetica di Capodistria (bivalens). Archiv für Zellforschung, Bd. 7, 1912, S. 277—295; Taf. 25—27.

Ascherson, P. und *Graebner, P.* (1902), Alchimilla. In: Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. 6, 1. Abt. Leipzig 1900—1905. S. 385—419.

Bähr, W. B. von (1907), Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rossii. Zoologische Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Ontogenie, Bd. 24, 1907, S. 175—192.

Bähr, W. B. von (1909), Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Archiv für Zellforschung, Bd. 3, 1909, S. 269—333; Taf. 12—15.

Bär, H. (1912), Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft, Bd. 48, 1912, S. 1—92; Taf. 1—6.

Bär, W. (1906), Lophyrus similis Htg. Naturwissensch. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft, Bd. 4, 1906, S. 84—92.

— (1915), Über Laubholz-Blattwespen. Naturwissensch. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft, Bd. 13, 1915, S. 225—249.

— (1916), Über Nadelholz-Blattwespen. Naturwissensch. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft, Bd. 14, 1916, S. 307—325.

Bagnall, R. S. (1914), A Chalcid Parasitic on Thrips (Thysanoptera). Report of the 83. Meeting of the British Association for the Advancement of Science, Birmingham 1913. London 1914. p. 531.

Baker, A. C. and *Turner, W. F.* (1916), Morphology and Biology of the Green Apple Aphis. Journal of Agricultural Research, Vol. 5, 1916, p. 955—994; pl. 67—75.

Balbiani, E. G. (1876), Mémoire sur la reproduction du Phylloxera du Chêne. Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences. Paris. T. 22, 1876, No. 14, p. 1—21.

Banta, A. M. (1916), Sex intergrades in a species of Crustacea. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. of America, Vol. 2, 1916, p. 578—583.

Baur, E. (1914), Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Auflage. Berlin 1914. 401 S.

Beauchamp, P. de (1910), Sur l'existence de la parthénogenèse chez Dinophilus. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 150, 1910, p. 739—741.

Beaurepaire Aragao, H. de (1912), Beitrag zur Systematik und Biologie der „Ixodidae". Parthenogenesis bei Zecken. Amblyomma agamum n. sp. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, T. 4, 1912, p. 96—119; est. 2—3.

Benham, W. B. (1896), The Male of Apus cancriformis. Annals and Magazine of Natural History, Vol. 17, 6. Ser. 1896, p. 120—122.

Bérenguier, P. (1909 a), Capture du véritable mâle de Bacillus gallicus Charp. Bulletin de la Société entomologique de France. 1909, p. 73—75.

— (1909 b), Nouvelle capture d'un mâle typique de Bacillus gallicus Charp. Bulletin de la Société entomologique de France, 1909, p. 234.

Bergold, A. (1910), Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der Süßwasserostracoden. Zoologische Jahrbücher, Abt. für Anatomie, Bd. 30, 1910, S. 1—42; Taf. 1—3.

Bernard, H. M. (1896), Hermaphroditism among the Apodidae. Annals and Magazine of Natural History, Vol. 17, 6. Ser., 1896, p. 296—309; pl. 11—12.

Beyerinck, M. W. (1888), Über das Cecidium von Nematus Capreae auf Salix amygdalina. Botan. Ztg., Bd. 46, 1888, Sp. 1—11, 17—28; Taf. 1.

— (1902), Über die sexuelle Generation von Cynips Kollari. Marcellia, Vol. 1, 1902, p. 13—20.

Blochmann, F. (1885), Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 15, 1885, S. 85—96; Taf. 5.

**Bodkins, G.* (1913), The Egg-Parasite of the small sugar cane Borer. Journal of the Board of Agriculture of British Guiana, Vol. 6, 1913, p. 188—189.

Böös, G. (1917), Über Parthenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung Alchemilla nebst einigen im Zusammenhang damit stehenden Fragen. Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Avd. 2, Bd. 13, Nr. 4, 1917, 37 S.

Börner, C. (1908), Eine monographische Studie über die Chermiden. Arbeiten aus der Kais. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Bd. 6, 1908, S. 81—320; Taf. 7—9.

— (1912), Untersuchungen über die Reblaus. Mitteil. aus der Kais. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Heft 12, 1912, S. 39—43.

— (1914a), Blattlausstudien. Abhandl. herausgeg. vom Naturwissensch. Verein zu Bremen, Bd. 23, 1915, S. 164—184.

— (1914b), Blattlausstudien. Bericht über die Tätigkeit der Kais. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, 9. Jahresbericht. Berlin 1914. S. 21—25.

— und **Blunck** (1916), Beiträge zur Kenntnis der wandernden Blattläuse Deutschlands. Bericht über die Tätigkeit der Kais. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, 10. u. 11. Jahresbericht. Berlin 1916. S. 25—42.

Bordage, E. (1913), Notes Biologiques recueillies à l'île de la Réunion. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, T. 47, 1913, p. 377—412.

Bordas, L. (1906), Contributions à l'étude de quelques points d'anatomie interne des Phyllies (Phyllium crurifolium Audinet Serville). Annales de l'Institut Colonial de Marseille, 14. Année, 2. sér., Vol. 4, 1906, p. 175—286.

Brauer, A. (1893), Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 43, 1894, S. 162—222; Taf. 8—11.

— (1914), Männchen von Apus (Lepidurus) productus. Sitzungsber. der Gesellsch. naturforschender Freunde zu Berlin, 1914, S. 186—187.

Brischke, C. G. H. (1873), Beitrag zur Parthenogenesis. Schriften der naturforschenden Gesellschaft Danzig, N. F., Bd. 3, H. 2, 1873, S. 9.

— (1887), Über Parthenogenesis bei den Blattwespen. Schriften der naturforschenden Gesellschaft Danzig, N. F., Bd. 6, H. 4, 1887, S. 168—172.

— (1891), Zur Kenntnis der Parthenogenesis. Schriften der naturforschenden Gesellschaft Danzig, N. F., Bd. 7, 1891, S. 29.

Bruchmann, H. (1912), Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora, Bd. 104, 1912, S. 180—224.

Brüs, Ch. Th. (1903), A Contribution to Our Knowledge of the Stylopidae. Zoologische Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Ontogenie der Thiere, Bd. 18, 1903, S. 241—270; Taf. 22—23.

Brumpt, E. (1900), Reproduction des Hirudinées. Recherches expérimentales sur la fécondation. Bulletin de la Société zoologique de France, T. 25, 1900, p. 90—93.

Brunn, M. v. (1897), Parthenogenese bei Phasmiden, beobachtet durch einen überseeischen Kaufmann. Mitteil. aus dem Naturhist. Museum Hamburg, Bd. 15, 1898, S. 145—161.

Buffa, P. (1911), Studi intorno al ciclo partenogenetico dell'Heliothrips haemorrhoidalis (Bouché). „Redia", Vol. 7. Firenze 1911. p. 71—110.

Bugnion, E. (1892), Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les moeurs de l'Encyrtus fuscicollis. Recueil zoologique suisse, T. 15, 1892, p. 435—534; pl. 20—25.

— (1906), Les oeufs pédiculés du Cynips Tozae et du Synergus Reinhardi. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, T. 42, 1906, p. 185—195.

— (1910), Les cellules sexuelles et la détermination du sexe. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences naturelles, 5. Sér., T. 46, 1910, p. 263—316.

— et **Popoff, N.** (1910), Baeus apterus nov. spec. de Ceylan, Scélionide parasite des oeufs d'Argyope. Revue suisse de zoologie, T. 18, 1910, p. 729—736; pl. 5.

Burckhardt, G. (1900), Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Revue suisse de zoologie T. 7, 1900, p. 353—715; pl. 18—22.

Buser, R. (1905), Note sur les Alchimilla glacialis Buser (inéd.), A. pentaphylla L. et leurs hybrides. Bulletin de l'herbier Boissier, 2. sér., Tome 5, 1905, p. 514—516.

Buttel-Reepen, H. v. (1915), Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915. 300 S.

Calwers Käferbuch. 6. Auflage von **C. Schaufuß**, Bd. 2. Stuttgart 1916.

Cameron, A. E. (1912), Structure of the Alimentary Canal of the Stick-Insect, Bacillus Rossii Fabr.; with a Note on the Parthenogenesis of this Species. Proceedings of the Zoological Society. London 1912. p. 172—182; pl. 28—30.

Cameron, P. (1880), Notes on Coloration and Development of Insects. Transactions of the Entomological Society of London, 1880, p. 69—79.

— (1881), On Parthenogenesis in Tenthredinidae. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 17, 1880/81, p. 271—272.

— (1882), A Monograph of the British Phytophagous Hymenoptera (Tenthredo, Sirex and Cynips, Linné). Annual Volume, issued by the Ray Society for the 38. year 1881. London 1882. 340 pp.; 21 pl.

— (1884), On Parthenogenesis in the Tenthredinidae. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 21, 1884/85, p. 103—104.

— (1885), A Monograph of the British Phytophagous Hymenoptera (Tenthredo, Sirex and Cynips, Linné). Annual Volume, issued by the Ray Society for the 41. year 1884. London 1885. 233 pp.; 27 pl.

Campbell, F. M. (1882), On a probable Case of Parthenogenesis in the House-Spider (Tegenaria Guyonii). Journal of the Linnean Society. Zoology, Vol. 16, 1883, p. 536—539.

Chambers jr., R. (1913), The Spermatogenesis of a Daphnid, Simocephalus vetulus. Biolog. Bull. of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 25, 1913, p. 134—140.

Chewyreuv, I. (1913), Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur descendance dans le groupe des Ichneumonides (Prem. communication). Comptes rendus de la Société de Biologie. Paris. T. 74, 1913, p. 695—697.

Child, C. M. (1914), Asexual Breeding and Prevention of Senescence in Planaria velata. Biolog. Bull. of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 26, 1914, p. 286—293.

Chittenden, F. H. (1901), Some Insects Injurious to the Violet, Rose, and Other Ornamental Plants. U. S. Department of Agriculture, Division of Entomology, Bull. No. 27, 1901, 144 pp.; 4 pls.

— (1906), The Melon aphis (Aphis gossypii Glov.). U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Circular No. 80, 1906, 16 pp.

Cholodkovsky, N. (1900), Über den Lebenszyklus der Chermesarten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen. Biolog. Centralbl., Bd. 20, 1900, S. 265—283.

— (1908), Zur Frage über die biologischen Arten. Biolog. Centralbl., Bd. 28, 1908, S. 769—782.

— (1913), Sur les espèces biologiques. Comptes rendus de la Société de Biologie. Paris. T. 74, 1913, p. 143—145.

Chun, K. (1875), Über Parthenogenesis. Berichte der Senckenbergischen naturforschenden Gesellsch., 1875/76. Frankfurt a. M. S. 135—136.

Claus, C. (1867), Über das Männchen von Psyche helix (helicinella) nebst Bemerkungen über die Parthenogenese der Psychiden. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 17, 1867, S. 470—479; Taf. 28.

Colditz, F. V. (1914), Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 108, 1914, S. 520—630.

Collins, G. N. and **Kempton, J. H.**, Patrogenesis. Journal of Heredity, Vol. 7, 1916, p. 106—118.

Correns, C. und *Goldschmidt, R.* (1913), Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1913. 149 S.

Cunningham, D. D. (1907), Plagues and pleasures of life in Bengal. London 1907. 385 pp; 30 pl.

Daiber, M. (1905), Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von Bacillus rossii Fabr. nebst einigen biologischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. 39, 1905, S. 177—202.

Dalla Torre, K. W. v. (1910), Die Parthenogenese der Honigbiene. Sammelreferat. Zoologisches Zentralbl., Bd. 17, 1910, S. 485—502.

— (1916), Die Erforschungsgeschichte der Parthenogenesis bei den Schmetterlingen. Entomologisches Jahrb., 25. Jahrg., 1916, S. 101—113.

Damin, N. (1893), Über Parthenogenesis bei Spinnen. Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, Bd. 43, Jahrg. 1893, Wien 1894, S. 204—206.

Dampf, A. (1907a), Über die Schmetterlingsfauna des Kreises Heydekrug (Ostpr.). Schriften der Physikal.-ökonom. Gesellsch. zu Königsberg in Pr., Bd. 48, (1907). Königsberg 1908. S. 69—81.

— (1907b), Über die ostpreußischen Chermes-Arten. Schriften d. Physikal.-ökonom. Gesellsch. zu Königsberg in Pr., Bd. 48, (1907). Königsberg 1908. S. 351—360.

Davis, J. J. (1909), Biological studies on three species of Aphididae. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Technical Series, No. 12. Washington 1909. p. 123—168.

— (1914a), The Yellow Clover Aphis. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Technical Series, No. 25. Washington 1914. p. 17—40.

— (1914b), The Oat Aphis. U. S. Department of Agriculture, Bull. No. 112, 1914, 16 pp.

— (1915), The Pea Aphis with Relation to Forage Crops. U. S. Department of Agriculture, Bull. No. 276, 1915, 67 pp.

Derschau, M. v. (1914), Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Archiv für Zellforschung, Bd. 12, 1914, S. 220—240; Taf. 17.

**Doane, R. W.* (1900), A new sugar-beet pest and other insects attacking the beet. Washington Agricultural Experiment Station, Bull. No. 42, 1900, 14 pp.

Dobers, E. (1915), Über die Biologie der Bdelloidea. Biologisches Supplement VII. Serie: 1915 zur Internationalen Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie (Band VII). Leipzig 1915. S. 1—128.

Docters van Leeuwen-Reynvaan, J. und *W.* (1907), Über die Anatomie und die Entwicklung einiger Isosoma-Gallen auf Triticum repens und junceum und über die Biologie der Gallformer. Marcellia, Vol. 6. 1907, S. 68—101; Taf. 1.

Dominique, J. (1896), La parthénogénèse chez le Bacillus gallicus Charp. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, T. 6, Prem. Partie, Nantes 1896, p. 67.

— (1897), Notes orthoptérologiques. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, T. 7, 1897, p. 265—271.

— (1899), Parthénogénèse et Thélytokie chez les Phasmides. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, T. 9, Prem. Partie. Nantes 1899. p. 127—136.

Doncaster, L. (1906), On the Maturation of the Unfertilised Egg, and the Fate of the Polar Bodies, in the Tenthredinidae (Sawflies). Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 49, 1906, p. 561—589; pl. 35—36.

— (1907), Gametogenesis and Fertilisation in Nematus ribesii. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 51, 1907, p. 101—113; pl. 8.

— (1909), Gametogenesis of the Sawfly Nematus ribesii. A Correction. Nature. London. Vol. 82, 1909/1910, p. 127.

Doncaster, L. (1910), Gametogenesis of the Gall-Fly, Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). Part I. Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B, Vol. 82, 1910, p. 88—113; pl. 1—3.

— (1911), Gametogenesis of the Gall-Fly, Neuroterus lenticularis. Part II. Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B, Vol. 83, 1911, p. 476—489; pl. 17.

— (1914), Chromosomes, Heredity and Sex: A Review of the Present State of the Evidence with regard to the Material Basis of Hereditary Transmission and Sex-Determination. Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S. Vol. 59, 1914, p. 487-521.

Doumerc (1840), Notice sur les cocons à pontes unisexuellipares de l'Aranéide Theridion triangulifer Walk. Annales de la Société entomologique de France, T. 9, 1840, p. 421—425.

Dreyfus, L. (1889), Über Phylloxerinen. Wiesbaden 1889. 88 S.

Düsing, C. (1884), Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft, Bd. 17, 1884, S. 593—940.

Dumée, P. (1910), Quelques observations sur l'embryon des Orchidées. Bulletin de la Société Botanique de France, T. 57, 1910, p. 83—86; pl. 6.

**Duthie, A. V.* (1915), Note on apparent Apogamy in Pterygodium Newdigatae. Royal Society, S. Africa Meeting of 16th June 1915. [Cit. nach Botan. Centralbl., Bd. 129, 1915, S. 370.]

Eecke, R. van (1916), Thysanoptera. Tijdschr. voor Entomologie, Bd. 49, 1916, S. LX—LXII.

Emeis, W. (1915), Über Eientwicklung bei den Cocciden. Zoologische Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere, Bd. 39, 1915/16, S. 27—78; Taf. 4—6.

Enock, Fr. (1898), Notes on the early stages of Prestwichia aquatica, Lubbock. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 34, 1898, p. 152—153.

Enslin, E. (1912). Die Tenthredinoidea Mitteleuropas. 1. Heft. Beiheft zu Jahrgang 1912 der Deutschen Entomologischen Zeitschr. Berlin 1912. S. 1—98.

— (1914), Die Blatt- und Holzwespen (Tenthrediniden) Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. Herausgeg. v. Chr. Schröder, Bd. 3, Hymenopteren 3. Teil. Stuttgart 1914. S. 95—213; 4 Taf.

— (1917), Beiträge zur Kenntnis der Tenthredinoidea. IV. 6. Über Parthenogenesis bei Lophyrus. Entomologische Mitteilungen, Bd. 6, 1917, S. 238—243.

— (1918), Die Tenthredinoidea Mitteleuropas. 7. Heft. Beiheft 2 zu Jahrgang 1917 der Deutschen Entomologischen Zeitschrift. Berlin 1918. S. 663—790.

Ernst, A. (1918), Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. Jena 1918. 666 S.; 2 Taf.

Escherich, K. (1913), Die angewandte Entomologie in den Vereinigten Staaten. Berlin 1913. 196 S.

— (1917), Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. 2. Aufl. Braunschweig 1917. 348 S.

Euler, H. (1909), Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. 2. und 3. Teil. Braunschweig 1909. 297 S.

Ewing, H. E. (1914), The Common Red Spider or Spider Mite. Oregon Agriculture College Experiment Station, Department of Entomology, Bull. 121, 1914, 95 pp.

— (1916), Eighty-seven Generations in a Parthenogenetic Pure Line of Aphis Avenae Fab. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole, Vol. 31, 1916, p. 53—112.

Fabre, J. H. (1884), Etude sur la répartition des sexes chez les Hyménoptères. Annales des Sciences Naturelles, 6. Sér., Zoologie, T. 17, 1884, Art. No. 9, 53 p.

Fasten, N. (1912), Data from experiments on parthenogenetic animals. Bulletin of the Wisconsin Natural History Society, Vol. 10, 1912, p. 61—80.

Fernald, M. L. and *Wiegand, K. M.* (1911), Some boreal species and varieties of Antennaria and Anaphalis. Rhodora, Vol. 13, 1911, p. 23—27.

Fletcher, J. E. (1880), On Parthenogenesis in Tenthredinidae and alternation of generations in Cynipidae. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 16, 1879/80, p. 269—270.

— (1881 a), On Parthenogenesis in Tenthredinidae. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 17, 1881/82, p. 180.

— (1881 b), Notes on Tenthredinidae. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 18, 1881/82, p. 126—127.

— (1881 c), On Parthenogenesis in Tenthredinidae. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 18, 1881/82, p. 127.

Foa, A. (1900), Esistono il polimorfismo e la partenogenesi nei Gamasidi? Bullettino della Società entomologica italiana, Anno 32, 1900, p. 121—149.

Forsius, R. (1911), Über einige Diprion (Lophyrus Letr.)-Arten. Meddelanden af Societas Pro Fauna et Flora Fennica, Bd. 37, 1911, S. 178—183.

Foster, S. W. and *Jones, P. R.* (1915), The life history and habits of the Pear Thrips in California. U. S. Department of Agriculture, Bull. No. 173, 1915, 52 pp.

François, Ph. (1899), Faits relatifs à la parthénogénèse des Bacilles. Bulletin de la Société entomologique de France, 1899, p. 398.

Freidenfelt, T. (1913), Zur Biologie von Daphnia longiremis G. O. Sars und Daphnia cristata G. O. Sars. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 6, 1913/14, S. 229—242.

Freund, L. (1910), Zur Kenntnis der Ohrmilbe des Rindes. Zool. Jahrb., Abt. für Systematik, Bd. 29, 1910, S. 313—332.

Frey-Gessner, E. (1907), Saga serrata Fabr. Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft, Bd. 11, 1908, S. 274—275.

Fries, Th. C. E. (1919), Antennaria alpina (L.) Gaertn. och dess skandinaviska elementararter. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 13, 1919, S. 179—193.

Friese, H. (1883), Zur Lebensweise der Strepsipteren. Entomologische Nachrichten, Bd. 9, 1883, S. 64—67.

Frisendahl, A. (1912), Cytologische und entwicklungsgesch. Studien an Myricaria germanica Desv. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Bd. 48, No. 7, 1912, 62 S.; 3 Taf.

Gaertner, C. F. v. (1849), Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849. 790 S.

Gates, R. R. (1915), The Mutation factor in evolution with particular reference to Oenothera. London 1915. 353 pp.

Gates, R. R. and *Goodspeed, T. H.* (1916), Pollen Sterility in Relation to Crossing. Science, N. S., Vol. 43, 1916, p. 859—861.

Gaumont, L. (1913), Contribution à l'étude de la biologie du Puceron noir de la Betterave. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 157, 1913, p. 1092—1094.

Gerschler, W. (1912), Monographie der Leptodora Kindtii (Focke). Arch. f. Hydrobiol. und Planktonkunde, Bd. 7, 1912, S. 63—118.

Girault, A. (1907), Notes on Trichogramma pretiosa Riley. Journ. of the New York Entomological Soc., Vol. 15, 1907, p. 57—60.

— (1911), On the identity of the most common species of the family Trichogrammatidae (Hymenoptera). Bull. of the Wisc. Nat. Hist. Soc., Vol. 9, 1911, p. 135—165.

Godlewski jun., E. (1914), Physiologie der Zeugung. Handb. der vergl. Physiologie, herausgeg. von Hans Winterstein, 3. Bd., 2. Hälfte. Jena 1910—1914. S. 457—1022.

Godlewski jun., E. (1915), Fortpflanzung im Tierreiche. Kultur d. Gegenw., 3. Teil, 4. Abt., Bd. 1, Allgem. Biologie. Leipzig und Berlin 1915. S. 405—478.

Goetghebuer, M. (1913), Un cas de parthénogenèse observé chez un Diptère Tentipédide (Corynoneura celeripes Winnertz). Acad. Royale de Belg., Bull. de la Classe des Sciences, 1913, p. 231—233.

Goldschmidt, R. (1917), On a Case of Facultative Parthenogenesis in the Gypsy Moth Lymantria dispar L. With a Discussion of the Relation of Parthenogenesis to Sex. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 32, 1917, p. 35—43.

Goodspeed, T. H. (1915), Parthenogenesis, Parthenocarpy and Phenospermy in Nicotiana. University of California Publications in Botany, Vol. 5, 1915, p. 249—271; pl. 35.

Goot, P. van der (1915a), Beiträge zur Kenntnis der holländischen Blattläuse. Eine morphologisch-systematische Studie. Haarlem und Berlin 1915. 600 S.

— (1915b), Over Boorderparasieten en Boorderbestrijding. Archief voor de Suikerindustrie in Ned.-Indie. Soerabaia 1915. S. 125—176.

Grandi, G. (1913a), Un nuovo caso di partenogenesi ciclica irregolare fra i Coleotteri. Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della R. Scuola Superiore d'Agricoltura in Portici, Vol. 7, 1913, p. 17—18.

— (1913b), Gli stati postembrionali di un Coleottero (Otiorrhynchus cribricollis Gyll.) a riproduzione partenogenetica ciclica irregolare. Bolletino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della R. Scuola Superiore d'Agricoltura in Portici, Vol. 7, 1913, p. 72—100.

Grassi, B. (1912), Contributo alla conoscenza delle Fillosserine ed in particolare della Fillossera della Vite. Roma 1912, 456 e LXXIII pp; 20 tav.

— (1915), Der gegenwärtige Stand der Kenntnis über die Biologie der Reblaus. Internat. agrar-technische Rundschau, Bd. 6, 1915, S. 1357—1382.

Grosvenor, G. H. and *Smith, Geoffrey,* (1913), The Life-Cycle of Moina rectirostris. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 58, 1913, p. 511—522.

Gruber, K. (1913), Eine Beobachtung zum Sexualitätsproblem der Cladoceren. Zoologischer Anzeiger, Bd. 42, 1913, S. 556—559.

Günther, R. T. (1899), Contributions to the Natural History of Lake Urmi, N. W. Persie, and its Neighbourhood. Journal of the Linnean Society, London. Zoology, Vol. 27, 1899—1900, p. 345—453.

Haack, M. (1918), Zur äußeren Morphologie einiger Daphniden. Internat. Revue für die gesamte Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 8, 1918, S. 338—393.

Hämpel, C. (1918), Zur Kenntnis einiger Alpenseen, mit besonderer Berücksichtigung ihrer biologischen- und Fischereiverhältnisse. Internat. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 8, 1918, S. 225—306; Taf. 1—2.

Hammerschmidt, J. (1910), Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 95, 1910, S. 221—242.

Hanitsch, R. (1902), On the Parthenogenetic Breeding of Eurycnema Herculeana, Charpentier. Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Society, Nr. 38, 1902, p. 35—38.

Hartmann, A. (1880), Die Kleinschmetterlinge des europäischen Faunengebietes. München 1880. 182 S.

Hartmann, M. (1909), Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena 1909. 72 S.

— (1917), Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung und Vererbung) der Phytomonadinen (Volvocales). II. Mitteilung. Über die dauernde, rein agame Züchtung von Eudorina elegans und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem.

Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., Physikalisch-mathemat. Klasse, 1917, S. 760—776.

Hartmann, O. (1919), Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generationscyclus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren. Archiv für Zellforschung, Bd. 15, 1919, S. 1—94; Taf. 1—3.

Heilborn, O. (1918), Zur Embryologie und Zytologie einiger Carex-Arten. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 12, 1918, S. 212—220.

Henking, H. (1882), Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum Herm. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 37, 1882, S. 553—663; Taf. 34—36.

Henneguy, L. F. (1899), Les modes de reproduction des Insectes. Bulletin de la Société Philomatique de Paris, 9. sér., T. 1, 1899, p. 41—86.

— (1904), Les Insectes. Morphologie — Reproduction — Embryogénie. Paris 1904. 804 pp.

Henneke, J. (1911), Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der Tardigraden (Macrobiotus macronyx Duj.). Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 97, 1911, S. 721—752.

Herberg, M. (1916), Die Schildlaus Eriopeltis lichtensteini Sign. Arch. f. Naturgeschichte, Bd. 82, Abt. A, 1916, Heft 10, S. 1—107.

Herr, O. (1917), Die Phyllopodenfauna der preußischen Oberlausitz und der benachbarten Gebiete. Dissertation von Basel. Görlitz 1917. 162 S.

Herrick, G. W. (1911), The Cabbage Aphis, Aphis Brassicae. Journal of Economic Entomology, Vol. 4, 1911, p. 219—224.

Hertwig, O. (1912), Allgemeine Biologie. 4. Auflage. Jena 1912. 787 S.

Hertwig, R. (1912), Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biolog. Zentralbl., Bd. 32, 1912, S. 1—45, 65—111, 129—146.

Hesse, E. (1914), Zum Vorkommen der Männchen von Apus (Lepidurus) productus L. Zoolog. Anz., Bd. 45, 1914/15, S. 260—262.

— (1915), Abermaliges Vorkommen der Männchen von Apus (Lepidurus) productus L. Zoolog. Anz., Bd. 45, 1914/15, S. 631—632.

Hewitt, C. G. (1906), The Cytological Aspect of Parthenogenesis in Insects. Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society, Vol. 50, 1906, No. 6, p. 1—40; pl. 1—2.

— (1908), The Large Larch Saw Fly. Journal of the Board of Agriculture. London. Vol. 15, 1908, p. 649—660.

— (1910), The Larch Saw Fly (Nematus Erichsonii). Journal of Economic Entomology, Vol. 3, 1910, p. 149 u. 319.

— (1914), Sterility in Oats Caused by Thrips. Journal of Economic Entomology Vol. 7, 1914, p. 211—217; pl. 7.

Heylaerts fils, F.-J.-M. (1881), Essai d'une Monographie des Psychides de la Faune européenne précédé de considérations générales sur la famille des Psychides. Annales de la Société entomologique de Belgique, T. 25, 1881, p. 29—73.

Heymons, R. und *H.* (1905), Die Entwicklung von Machilis. Verhandlungen der deutschen zoolog. Gesellsch., 1905, S. 123—135.

Hickernell, L. M. (1917), A Study of Desiccation in the Rotifer, Philodina roseola, with Special Reference to Cytological Changes Accompanying Desiccation. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 32, 1917, p. 313—406; 5 pl.

Hinds, W. E. (1903), Contribution to a Monograph of the Insects of the Order Thysanoptera inhabiting North America. Proceedings of the U. S. National Museum, Vol. 26, 1903, p. 79—242; pl. 1—11.

Hinds, W. E. and *Turner, W. F.* (1911), Life history of the rice weevil, Calandra oryza L., in Alabama. Journal of Economic Entomology, Vol. 4, 1911, p. 230—236; pl. 7.

Hoffmann, R. W. (1913), Zur Embryonalentwicklung der Strepsipteren. Vorl. Mitt. Nachrichten d. Kgl. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen, Mathem.-physikal. Klasse, 1913. S. 392—408.

Hofmann, O. (1859), Über die Naturgeschichte der Psychiden, eine Insektengruppe aus der Ordnung der Lepidoptera. Dissert. Erlangen 1859. 54 S., 2 Taf.

— (1869), Beiträge zur Kenntnis der Parthenogenesis. Stettiner Entomologische Zeitung, Bd. 30, 1869, S. 299—303.

Holloway, T. E. (1913), Some Methods of Handling Minute Hymenopterous Parasites. Journal of Economic Entomology, Vol. 6, 1913, p. 341—344.

Holmgren, I. (1919), Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Erigeron und Eupatorium. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Bd. 59, No. 7. Stockholm 1919. 118 S.

Horvath, G. (1892), Sur l'existence des séries parallèles dans le cycle biologique des Pemphigiens. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 114, 1892, p. 842—844.

Howard, L. O. (1891), The biology of the Hymenopterous insects of the Family Chalcididae. Proceedings of the United States National Museum, Vol. 14, 1891, p. 567—588.

— (1895), Revision of the Aphelininae of North America. U. S. Department of Agriculture, Division of Entomology, Technical Series No. 1. Washington 1895. 44 pp.

— and *Fiske, W. F.* (1911), The Inportation into the United States of the Parasites of the Gipsy Moth and the Brown-tail Moth. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Bull. No. 91. Washington 1911. 312 pp; 28 pl.

— (1912), The Activity of Prospaltella berlesei Howard against Diaspis pentagona Targ. in Italy. Journal of Economic Entomology, Vol. 5, 1912, p. 325—328.

**Hunter, S. J.* (1909), The green bug and its enemies. A study in insect parasitism. Bulletin of the University of Kansas, Vol. 9, 1909, No. 2, p. 1—163.

— (1910), On the Transition from Parthenogenesis to Gametogenesis in Aphids and Braconids. Science, N. S., Vol. 31, 1910, p. 476.

Jablonowski, J. (1917), Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der sternförmigen Schmierlaus. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, Bd. 27, 1917, S. 1—18.

Janicki, C. v. (1908), Ergebnisse der neuen Forschungen in Italien über die Biologie der Phylloxeriden und insbesondere der Reblaus. Zoolog. Zentralbl., Bd. 15, 1908, S. 353—378.

Jensen, A. C. (1918), Some Observations on *Artemia gracilis,* the Brine Shrimp of Great Salt Lake. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 34, 1918, p. 18—25; pl. 1—4.

Jeziorski, L. (1918), Der Thorax von Dixippus morosus (Carausius). Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 117, 1918, S. 727—815; Taf. 17—19.

Ingenitzky, I. (1897), Zur Lebensgeschichte der Psyche (Epichnopteryx) helix Sieb. Zoolog. Anz., Bd. 20, 1897, S. 473—477.

Jobert (1881), Recherches pour servir à l'histoire de la génération chez les Insectes. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 93, 1881, p. 975—977.

Johannsen, O. A. (1910), Insect notes for 1910. Maine Agricultural Experiment Station, Bull. No. 187. Orono 1910. p. 1—24.

Johnson, G. E. (1913), On the Nematodes of the Common Earthworm. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 58, 1913, p. 605—652; pl. 37.

Johnston, F. A. (1915), Asparagus-Beetle Egg Parasite. Journal of Agricultural Research, Vol. 4, 1915, p. 303—314; pl. 49.

Jourdain, S. (1903), Observations sur le Tétranique de l'Ajonc. (Tetranychus ulicis). Bulletin de la Société entomologique de France, 1903, p. 101—102.

Ishida, M. (1915), Investigations on Borers and Borers Parasites. Archief voor de Suikerindustrie in Ned.-Indie. Soerabaia 1915. p. 334—349.

Juel, H. O. (1905), Die Tetradenteilung bei Taraxacum und anderen Cichorieen. Kgl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Bd. 39, Nr. 4, S. 1—21; 3 Taf.

Keller, R. (1908), Synopsis der schweizerischen Alchemillenarten und -formen. Mitteil. der Naturwiss. Gesellschaft in Winterthur, Bd. 7, 1908, S. 64—130.

Kelly and Urbahns, (1908), Parthenogenesis in Lysiphlebus tritici Ashm. Proceedings of the Entomological Society of Washington, Vol. 10, 1908, p. 164.

Kessler, H. F. (1866), Die Lebensgeschichte von Ceuthorhynchus sulcicollis Gyllenhal und Nematus ventricosus. Diss. Marburg 1866. 65 S.

Kieffer, J. J. (1910), Beitrag zur Kenntnis der Baeinae. Entomologiske Meddelelser, 2. Reihe, Bd. 3. Kopenhagen 1906/10. S. 404—406.

— (1914), Die Gallwespen (Cynipiden) Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands, herausgeg. v. Chr. Schröder, Bd. 3, Hymenopteren 3. Teil. Stuttgart 1914. S. 1—94; 4 Taf.

Klebs, G. (1904), Über Probleme der Entwickelung. III. Biologisches Centralblatt, Bd. 24, 1904, S. 449—465, 481—501, 545—559, 601—614.

Klodnitzki, I. (1912), Beiträge zur Kenntnis des Generationswechsels bei einigen Aphididae. Zool. Jahrb., Abt. für Systematik, Bd. 33, 1912, S. 445—520.

Kloecker, A. (1907), Parthenogenese hos Lepidoptera. Entomologiske Meddelelser, 2. R., III., 1907, S. 59—60.

Korschelt, E. (1913), Fortpflanzung der Tiere. Handwörterbuch d. Naturwiss., Bd. 4. Jena 1913, S. 296—332.

— (1917), Zum Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nebst Bemerkungen über ihre Beziehungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 117, 1918, S. 361—459.

Krassilstschik, J. (1893), Zur Entwicklungsgeschichte der Phytophthires. Zoolog. Anzeiger, Bd. 16, 1893, S. 69—76.

Krüger, Eva (1913), Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans, nov. sp. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 105, 1913, S. 87—124; Taf. 3—6.

Kryger, J. P. (1910), Snyltere i Edderkoppeaeg. Entomologiske Meddelelser, 2. R., Bd. 3. Kopenhagen 1906/10. S. 257—285.

Kühn, A. (1908), Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer. Archiv für Zellforschung, Bd. 1, 1908, S. 538—586; Taf. 18—21.

**Kusano, S.* (1915), Experimental Studies on the Embryonal Development in an Angiosperm. Journal of the College of Agriculture. Tokio. Vol. 6, 1915, p. 7—120; pl. 5—9.

Kuttner, O. (1909), Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Internationale Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 2, 1909, S. 633—667.

— (1911), Mitteilungen über marine Cladoceren. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforschender Freunde zu Berlin, 1911, S. 84—93.

Kyber, J. F. (1815), Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Magazin der Entomologie, Bd. 1, Heft 2, 1815, S. 1—39.

La Baume, W. (1908), Beobachtungen an lebenden Phasmiden in der Gefangenschaft. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie, Bd. 4, 1908, S. 52—57.

Lange, A. (1911), Zur Kenntnis von Asplanchna sieboldii Leydig. Zoolog. Anz., Bd. 38, 1911, S. 433—441.

— (1913), Unsere gegenwärtige Kenntnis von den Fortpflanzungsverhältnissen der Rädertiere. Kritisches Sammelreferat. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, Bd. 6, 1913/14, S. 257—279, 429—452.

Langhans, V. H. (1909), Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der

Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft, 19, 1909, S. 281—291.

— (1911a), Die Biologie der litoralen Cladoceren. Untersuchungen über die Fauna des Hirschberger Großteiches. I. Teil. Monographien und Abhandlungen zur Internationalen Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 3. Leipzig 1911. 101 S.

— (1911b), Cladoceren aus dem Salzkammergut. Lotos, Bd. 59, 1911, S. 93—98, 127—142, 159—164.

Lauterborn, R. (1913), Rotatoria. Handwörterb. der Naturwiss., Bd. 8. Jena 1913. S. 483—495.

Leavitt, R. G. (1900), Polyembryony in Spiranthes cernua. Rhodora, Vol. 2, 1910, p. 227—228.

— and *Spalding, L. J.* (1905), Parthenogenesis in Antennaria. Rhodora, Vol. 7, 1905, p. 105.

— (1909), A vegetative mutant, and the principle of homoeosis in plants. Botanical Gazette, Vol. 47, 1909, p. 30—68.

Lécaillon, A. (1910), La parthénogenèse naturelle rudimentaire. Bull. scientifique de la France et de Belgique, T. 44, 1910, p. 235—272.

— (1913), Infécondité de certaines oeufs contenus dans les cocons ovigères des Araignées. Comptes rendus de la Société biologique. Paris. T. 74, 1913, p. 285—286.

Ledien, F. (1907), Die Hybridisation und die Anzucht der tropischen Orchideen aus Samen. Möller's Deutsche Gärtner-Zeitung, Bd. 22, 1907, S. 2—4, 14—16, 206—228, 230—232.

Lereboullet, (1866), Observations sur la génération et le développement de la Limnadie de Hermann (Limnadia Hermanni Ad. Brongn.). Annales des sciences naturelles, 5. sér., Zoologie, T. 5, 1866, p. 283—308.

Lichtenstein, J. (1883), Nouvelles découvertes aphidologiques. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 97, 1883, p. 1572—1574.

Lidforss, B. (1914), Resumé seiner Arbeiten über Rubus. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 12, 1914, S. 1—13.

Lindinger, L. (1912), Die Schildläuse (Coccidae) Europas, Nordafrikas und Vorderasiens, einschließlich der Azoren, der Kanaren und Madeiras. Stuttgart 1912. 388 S.

v. Linstow, (1914), Zur Biologie und Systematik der Psychiden. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie, Bd. 10, 1914, S. 67—71.

Long, B. (1913), Southerly range extensions in Antennaria. Rhodora, Vol. 15, 1913, p. 117—122.

Lundblad, O. (1916), Om ett fynd av Limnadia lenticularis (L.) i Sverige, jämte nagra iakttagelser över artens biologie. Zoologiska Bidrag fran Uppsala, Bd. 4, 1916, S. 249—268.

Macdougall, R. S. (1907), Parthenogenesis in Lophyrus Pini. Journal of Economic Biology, Vol. 2, 1907, p. 49—55; pl. 5.

Macgillivray, A. D. (1913), The immature stages of the Tenthredinoidea. Annual Report of the Entomological Society of Ontario, Vol. 44, 1913. Toronto 1914. p. 54—75.

Magnus, W. (1914), Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914. 160 S.; 4 Taf.

Magretti, P. (1881), Sugli Imenotteri della Lombardia. Memoria I. Bullettino della Società Entomologica Italiana, Vol. 13, 1881, p. 3—42.

Malyshev, S. J. (1911), Zur Biologie der Odynerus-Arten und ihrer Parasiten. Russisch mit deutscher Zusammenfassung. Horae Societatis Entomologicae Rossicae, Vol. 40, 1911, No. 2, 58 pp.

Mangan, J. (1910), Some Remarks on the Parasites of the Large Larch Sawfly, Nematus Erichsonii. Journal of Economic Biology, Vol. 5, 1910, p. 92—94.

Marchal, P. (1896), La reproduction et l'évolution des guêpes sociales. Archives de zoologie expérimentale et générale, 3. sér. T. 4, 1896, p. 1—100.

— (1908), Notes sur les Cochenilles de l'Europe et du Nord de l'Afrique. Annales de la Société Entomologique de France, Vol. 72. 1908—1909, p. 223—309.

— et *Feytaud, J.* (1911), Sur un parasite des oeufs de la Cochylis et de l'Eudemis. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 153, 1911, p. 633—636.

— (1913), Contribution à l'étude de la biologie des Chermes. Annales des sciences naturelles, 9. sér., Zoologie, T. 18, 1913, p. 153—385; pl. 1—6.

Martelli, G. (1907), Contribuzioni alla biologia della Pieris brassicae L. e di alcuni suoi parassiti ed iperparassiti. Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria. Portici. Vol. 1, 1907, p. 170—224.

Martin, F. (1914), Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers Ageniaspis (Encyrtus) fuscicollis Dal. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 110, 1914, S. 419—479; Taf. 15—16.

Masi, L. (1908), Contribuzione alla conoscenza dei Calcididi italiani. Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria. Portici. Vol. 3, 1908, p. 86—149.

Maupas, E. F. (1890), Sur la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 111, 1890, p. 505—507.

— (1900), Modes et formes de reproduction des Nématodes. Archives de zoologie expérimentale et générale, 3. sér., T. 8, 1900, p. 463—624.

Maxwell-Lefroy, H. (1907), The more important Insects injurious to Indian agriculture. Memoirs of the Department of Agriculture in India. Entomological Series, Vol. 1, 1906/7. p. 113—252.

Mayr, G. (1875), Die europäischen Encyrtiden. Biologisch und systematisch bearbeitet. Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, Bd. 25, Jahrg. 1875. Wien 1876. S. 675—778.

— (1879), Über die Schlupfwespengattung Telenomus. Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien, Bd. 29 (1879). Wien 1880. S. 697—714.

McColloch, J. W. and *Yuasa, H.* (1914), A Parasite of the Chinch Bug Egg. Journal of Economic Entomology, Vol. 7, 1914. p. 219—227.

— (1915), Further Data on the Life Economy of the Chinch Bug Egg Parasite. Journal of Economic Entomology, Vol. 8, 1905, p. 248—260.

McGregor, E. A. (1912), The Red Spider on Cotton (Tetranychus bimaculatus Harvey). U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Circular No. 150, 1912, 13 pp.

de Meijere (1912), Parthenogenesis bij Pristiphora. Tijdschrift voor Entomologie, Bd. 55, 1912, S. LIII—LIV.

Meißner, O. (1909), Biologische Beobachtungen an der indischen Stabheuschrecke, Dixippus morosus Br. (Phas.; Orth.). Zeitschr. f. wissenschaftl. Insektenbiologie, Bd. 5, 1909, S. 14—21, 55—61, 87—95.

— (1911), Ein Männchen von Dixippus morosus Br. Internat. Entomologische Zeitschr., Bd. 4, 1911, S. 290.

Menzel, R. (1911), Exotische Crustaceen im botanischen Garten zu Basel. Revue suisse de zoologie, T. 19, 1911, p. 433—443.

Micoletzky, H. (1914), Freilebende Süßwasser-Nematoden der Ost-Alpen mit besonderer Berücksichtigung des Lunzer Seengebietes. Zoolog. Jahrbücher, Bd. 36, Abt. für Systematik, 1914, S. 331—546.

— (1916), Die Bedeutung der freilebenden Nematoden für die Experimentalzoologie. Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. Bd. 66, 1916, S. (51)—(71).

Miethe, E. (1919), Die Gespenstheuschrecke, Dixippus morosus. Die Gartenwelt, Bd. 23, 1919, S. 108—110.

Minkiewicz, S. (1916), Neue und wenig bekannte Crustaceen aus den Tatraseen. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau. Mathem.-naturwiss. Klasse. Reihe B, Jahrg. 1916, S. 56—70; Taf. 6—7.

Möbius, M. (1897), Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897. 212 S.

Moniez, R. (1887), Les mâles du Lecanium hesperidum et la parthénogenèse. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 104, 1887, p. 449—451.

Montet, G. (1915), Contribution à l'étude des Rotateurs du bassin du Léman (Région du Haut-Lac). Revue suisse de zoologie, T. 23, 1915, p. 251—360; pl. 7—13.

Montgomery, T. H. (1903), Studies on the Habits of Spiders, particularly those of the Mating Period. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Vol. 55, 1903, p. 59—149.

Moore, W. (1912), Green Peach Aphis (Myzus persicae) and its Control. Agricultural Journal of the Union of South Afrika, Vol. 4, 1912, p. 419—428.

— (1913), The Wheat Louse (Toxoptera graminum). Agricultural Journal of the Union of South Africa, Vol. 6. 1913, p. 482—492, 767—772, 973—978, Vol. 7 1914, p. 50—60.

Mordwilko, A. (1907), Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini. Biolog. Centralblatt, Bd. 27, 1907, S. 529—550, 769—816.

— (1908), Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini. Biologisches Centralblatt, Bd. 28, 1908, S. 631—639, 649—662.

Morgan, H. A. (1897), Observations on the cotton mite. Reports of the Louisiana State Experiment Stations 1896—1898, Vol. 7, p. 130—135.

Morgan, Th. H. (1909), Experimentelle Zoologie. Übersetzt von H. Rhumbler. Leipzig und Berlin 1909. 570 S.

— (1913), Heredity and Sex. New York 1913, 282 pp.

Morice, F. D. (1908), Help-Notes toward the determination of British Tenthredinidae etc. (22). Selandriades (continued) Selandria to Stromboceros. The Entemologist's Monthly Magazine, Vol. 44, 1908, p. 189—194.

Morley, C. (1900), On Sphegophaga vesparum, Curt. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 36, 1900, p. 117—124.

Morrill, A. W. (1903), Notes on Some Aleyrodes from Massachusetts, with Description of New Species. Massachusetts Agricultural Experiment Station, Technical Bulletin No. 1, 1903, p. 31—33.

— (1907), Description of a New Species of Telenomus with observations on its Habits and Life History. American Naturalist, Vol. 41, 1907, p. 417—430.

— and *Back, E. A.* (1911), White Flies injurious to Citrus in Florida. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Bulletin No. 22. Washington 1911. 109 pp.

Morstatt, H. (1908), Untersuchungen an der roten austernförmigen Schildlaus. Diaspis fallax nov. nom. Horvath. Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, 2. Abt., Bd. 21, 1908, S. 349—365, 408—424; Taf. 1.

Müller, G. W. (1880), Beitrag zur Kenntnis der Fortpflanzung und der Geschlechtsverhältnisse der Ostracoden. Zeitschr. für die Gesamten Naturwissensch., Bd. 53, 1880, S. 221—246; Taf. 4—5.

— (1894), Die Ostracoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 21. Berlin 1894.

— (1912), Ostracoda. Das Tierreich, 31. Lief. Berlin 1912. 434 S.

Muir, F. (1906), Notes on Some Fijian Insects. Report of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association. Division of Entomology, Bull. No. 2. Honolulu 1906. 11 pp.

Nachtsheim, H. (1913), Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). Archiv für Zellforschung, Bd. 11, 1913, S. 169—241; Taf. 7—10.

Nassonov, N. V. (1910), Untersuchungen zur Naturgeschichte der Strepsipteren. Aus dem Russ. übersetzt von A. v. Sipiagin. Mit Anmerkungen und einem Anhange herausgegeben von K. Hofeneder. Ber. des naturwissensch.-medizin. Vereins in Innsbruck, Bd. 33, 1910, S. 1—206.

Němec, B. (1912), Über die Befruchtung bei Gagea. Bull. intern. de l'Académie des Sciences de Bohême, T. 17, 1912, p. 1—17.

Newstead, R. (1908), The Brown Scale of the Gooseberry and Currant. Journal of the Board of Agriculture. London. Vol. 15, 1908/1909, p. 195—199.

Nowikoff, M. (1905), Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 78, 1905, S. 561—619; Taf. 19—22.

Nüßlin, O. (1903), Die Biologie von Chermes piceae Ratz. Naturwissensch. Zeitschr. für Land- u. Forstwirtschaft, Bd. 1, 1903, S. 25—33, 59—67.

— (1908a), Zur Biologie der Chermes piceae Ratz. Verhandlungen der Deutschen Zoolog. Gesellsch., 1908, S. 205—224.

— (1908b), Über den Zusammenhang zwischen Pemphigus bumeliae Schrank und Pemphigus (Holzneria) poschingeri Holzner. Zoolog. Anz., Bd. 33, 1908, S. 836—842.

— (1908c), Zur Biologie der Gattung Chermes. Biolog. Centralbl., Bd. 28, 1908, S. 333—343, 710—725, 737—753.

— (1909), Die neueren Ergebnisse und Aufgaben der Chermes-Forschung. Zoolog. Zentralbl., Bd. 16, 1909, S. 649—673.

— (1910), Zur Biologie der Gattung Mindarus Koch. Biolog. Centralbl., Bd. 30, 1910, S. 402—416, 440—452.

— (1913), Leidfaden der Forstinsektenkunde. 2. Aufl. Berlin 1913. 522 S.

Olofsson, O. (1918), Studien über die Süßwasserfauna Spitzbergens. Beitrag zur Systematik, Biologie und Tiergeographie der Crustaceen und Rotatorien. Zoolog. Bidrag från Uppsala, Bd. 6, 1917/18, S. 183—646.

Onions, G. W. (1912), South African „Fertile-Worker Bees". Agricultural Journ. of the Union of South Africa, Vol. 3, 1912, p. 720—728.

— (1914), South African „Fertile" Worker-Bees. Agricultural Journ. of the Union of South Africa, Vol. 7, 1914, p. 44—46.

Osborne, J. A. (1880), Parthenogenesis in the Coleoptera. Nature. London. Vol. 22, 1880, p. 509—510. (Wörtlich abgedruckt in: The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 17, 1880/81. p. 127—130.)

— (1883), Some further observations on the parthenogenesis of Zaraea fasciata, and on the embryology of that species and of Rumia crataegata. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 20, 1883/84, p. 145—148.

— (1884), A Postscript concerning Parthenogenesis in Zaraea fasciata. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 21, 1884/85, p. 128—129.

Ostenfeld, C. H. (1910), Further Studies on the Apogamy and Hybridization of the Hieracia. Zeitschr. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 3, 1910. S. 241—285; Taf. 4.

Overton, J. B. (1902), Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Botanical Gazette, Vol. 33, 1902, p. 363—375.

Packard, C. M. (1916), Life Histories and Methods of Rearing Hessian-Fly Parasites. Journal of Agricultural Research, Vol. 6, 1916, p. 367—381.

* *Paddock, F. M.* (1915), The turnip louse. Texas Agricultural Experiment Station. Bull. No. 180, 1915, p. 7—77.

Pampel, W. (1914), Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 108, 1914, S. 290—357.

Pantel, J. et *Sinéty, R. de* (1908), Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogenètiques des Phasmes. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 147, 1908, p. 1358—1360.

Papanicolau, G. (1910a), Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biolog. Centralbl., Bd. 30, 1910, S. 430—440.

— (1910b), Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii). Biolog. Centralbl., Bd. 30, 1910, S. 689—692, 737—750, 753—774, 785—802.

Parker, W. B. (1913), The red spider on hops in the Sacramento Valley of California. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Bull. 117, 1913.

Patch, E. M. (1912), Pemphigus tesselata (acerifolii). Annual Report of the Maine Agricultural Experiment Station, Vol. 27, 1912, p. 244—248.

Patterson, J. T. (1917a), Studies on the Biology of Paracopidosomopsis. I. Data on the Sexes. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 32, 1917, p. 291—305.

— (1917b), Studies on the Biology of Paracopidosomopsis. III. Maturation and Fertilization. Biolog. Bull. of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 33, 1917, p. 57—66; 2 pl.

— and *Porter, L. T.* (1917), Studies on the Biology of Paracopidosomopsis. II. Spermatogenesis of Males Reared from Unfertilized Eggs. Biolog. Bull. of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 33, 1917, p. 38—50; 2 pl.

Pauly, A. (1892), Über Jungfernzeugung bei Cimbex saliceti Zdd. Forstl.-naturw. Zeitschr., Bd. 1, 1892, S. 165—167.

* *Pellew, C.* and *Durham, F. M.* (1916), The genetic behavior of the hybrid Primula Kewensis, and its allies. Journ. of Genetics, Vol. 5, 1916, p. 159—182.

Perkins, R. C. L. (1905), Leaf Hoppers and their Natural Enemies. Report of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association, Division of Entomology, Bull. No. 1. Honolulu 1905. p. 1—205.

— (1906), Leaf-Hoppers and their Natural Enemies. (Pt. VIII Encyrtidae, Eulophidae, Trichogrammidae.) Report of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association, Division of Entomology, Bull. No. 1, Part 8. Honolulu 1906. p. 241—267.

— (1907), Parasites of Leaf-Hoppers. Report of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association, Division of Entomology, Bull. N. 4. Honolulu 1907. p. 1—59.

— (1912), Parasites of Insects Attacking Sugar Cane. Report of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association, Entomological Series, Bull. 10. Honolulu 1912. 27 pp.

Petrunkewitsch, A. (1902), Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Anatom. Anz., Bd. 21, 1902, S. 256—263.

Pfeffer, W. (1913), Die Ichneumoniden Württembergs mit besonderer Berücksichtigung ihrer Lebensweise. I. Teil. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, Bd. 69, 1913, S. 303—353.

Phillips, E. F. (1903), A Review of Parthenogenesis. Proceedings of the American Philosophical Society, Vol. 42, 1903, p. 275—345.

Phillips, W. J. (1908), Notes on Toxoptera graminum and Parthenogenesis of one of its Parasites. Proceedings of the Entolomogical Society of Washington, Vol. 10, 1908, p. 11—13.

— (1916), Macrosiphum granarium, the English Grain Aphis. Journal of Agricultural Research, Vol. 7, 1916, p. 463—480.

Picado, C. (1913), Les Broméliacées Epiphytes considérées comme milieu biologique. Bulletin scientifique de la France et de Belgique, T. 47. 1913, p. 215—360; pl. 6—24.

Picard, F. (1913), Sur la parthénogénèse et le déterminisme de la ponte chez la Teigne des Pomme de terre (Phthorimaea operculella Zell.). Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 156, 1913, p. 1097—1099.

Pierce, W. D., Cushman, R. A., Hood, C. E. and *Hunter, W. D.* (1912), The Insect Enemies of the Cotton Boll Weevil. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Bull. No. 100, 1912, 99 pp.

Porsild, M. P. (1915), On the genus Antennaria in Greenland. Meddelelser om Grønland, Bd. 51, 1915, S. 255—281.

Pospielow, W. (1914), Versuche künstlicher Infizierung der Wintersaateule (Agrotis segetum Schiff.) mit parasitischen Hymenopteren. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie, Bd. 10, 1914, S. 52—58.

Potts, F. A. (1910), Notes on the Free-Living Nematodes. Quarterly Journal of Microscopical Sciene, Vol. 55, 1910, p. 433—484.

Przibram, H. (1909), Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae). III. Temperatur- und Vererbungsversuche. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen, Bd. 28, 1909, S. 561—628; Taf. 19—21.

Punnett, R. C. (1906), Sex-determination in Hydatina, with Some Remarks on Parthenogenesis. Proceedings of the Royal Society. London. Ser. B, Vol. 78, 1906, p. 223—231.

Putnam, J. D. (1879), Biological and other notes on Coccidae. I. Pulvinaria innumerabilis. Proceedings of the Davenport Academy of Natural Sciences, Vol. 2, 1877—1880, p. 293—346; pl. 12—13.

Quayle, H. J. (1910a), Aphelinus Diaspidis Howard. Journal of Economic Entomology, Vol. 3, 1910, p. 398—401.

— (1910b), Scutellista cyanea Motsch. Journal of Economic Entomology, Vol. 3, 1910, p. 446—451.

— (1911a), The Red or Orange Scale. University of California Publications, College of Agriculture, Agricultural Experiment Station. Berkeley. Bull. No. 222, 1911, p. 99—150.

— (1911b), The Black Scale, Saissetia oleae. University of California Publications, College of Agriculture, Agricultural Experiment Station. Berkeley. Bull. No. 222. 1911, p. 151—200.

Rabaud, E. (1910), Notes biologiques sur Monodontomerus dentipes Dalm. parasite de Zygaena occitanica Vill. Bulletin de la Société entomologique de France 1910, p. 56—59.

Rangnow (1910), Mitteilungen über Psychiden. Berliner entomologische Zeitschr., Bd. 55, 1910, S. (28).

Rebel, H. (1906), Psychidae. In *Spuler, A.*, Die Schmetterlinge Europas. II. Bd. des spez. Teiles. Stuttgart 1910. S. 171—188.

Reh, L. (1900), Einige Bemerkungen zu der Besprechung von Frank-Krüger's „Schildlausbuch" durch Th. Kuhlgatz in Nr. 9 des Biol. Centralblattes 1900. Biol. Centralbl., Bd. 20, 1900, S. 493—496.

— (1903), Zur Naturgeschichte mittel- und nordeuropäischer Schildläuse. Allgem. Zeitschr. f. Entomol., Bd. 8, 1903, S. 457—469.

— (1904), Zur Naturgeschichte mittel- und nordeuropäischer Schildläuse. Allgem. Zeitschr. f. Entomol., Bd. 9, 1904, S. 12—36.

— (1913), Die tierischen Feinde. 3. Bd. von Sorauers Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin 1913. 774 S.

Reichenau, W. von (1904), Einiges über die Macrolepidopteren unseres Gebietes

unter Aufzählung sämtlicher bis jetzt beobachteter Arten. 1. Teil. Jahrbücher d. Nassau. Ver. f. Naturk., Bd. 57, 1904, S. 107—169.

Reichert, A. (1911), Sphecophaga vesparum Rtzb., eine Schlupfwespe im Wespenneste. Entomol. Jahrb., Bd. 20, 1911, S. 180—182; Taf. 1.

Reinecke, G. (1910), Beiträge zur Kenntnis von Polyxenus. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 46, 1919, S. 845—896; Taf. 31—35.

Renner, O. (1916), Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Centralbl., Bd. 36, 1916, S. 337—374.

Reuter, E. (1907), Über die Eibildung bei der Milbe Pediculopsis graminum (E. Reut.). Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung. Festschrift für J. A. Palmén, Bd. 1, Nr. 7. Helsingfors 1907. 39 S.

Ribaga, G. (1904), La partenogenesi nei Copeognati. „Redia", Vol. 2, 1904, p. 33—36.

Röber, J. (1910), Parthenogenesis? Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie, Bd. 6, 1910, S. 148.

Rolph, W. H. (1884), Biologische Probleme zugleich als Versuch zur Entwicklung einer rationellen Ethik. 2. Auflage. Leipzig 1884. 238 S.

Rosenberg, O. (1912), Über die Apogamie bei Chondrilla juncea. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 6, 1912, S. 915—919.

— (1917), Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 11, 1917, S. 145—206.

Rossum. A. J. van (1900ff), Parthenogenesis bij Bladwespen. Tijdschrift voor Entomologie, Bd. 43, 1900ff. [Alljährliche Berichte, die im Text mit Jahreszahl und Seitenangabe angeführt sind.]

— (1902), Pteronus spiraeae Zdd., eene voor de Nederlandsche Fauna nieuwe bladwesp. Tijdschr. voor Entomologie, Bd. 45, 1902, S. 246—257; pl. 16.

— (1904a), Parthenogenesis bij bladwespen. Tijdschrift voor Entomologie, Bd. 47, 1904, S. XXI—XXXI.

— (1904b), Levensgeschiedenis van Cimbex fagi Zadd. Tijdschr. voor Entomologie, Bd. 47, 1904, S. 69—98; Taf. 3—5.

— (1909), Mededeelingen over Bladwespen. II. Parthenogenesis bij Pristiphora fulvipes Fall. Entomologische Berichten, 2. Deel, 1909, S. 212—216.

Rühle, F. E. (1914), Beitrag zur Biologie der Bosminen des Salzkammergutes. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde, Bd. 10, 1915, S. 77—90.

Russell, H. M. (1909), The greenhouse Thrips. U. S. Department of Agriculture. Bureau of Entomology, Bull. No. 64, 1909, p. 43—60.

— (1911), A true internal parasite of Thysanoptera. Proceedings of the Entomological Society of Washington, Vol. 13, 1911, p. 235—238.

— (1912), An Internal Parasite of Thysanoptera. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Technical Series No. 23, Pt. II. Washington 1912. p. 25—52.

— and *Johnston, F. A.* (1912), The Life History of Tetrastichus asparagi Crawf. Journal of Economic Entomology, Vol. 5, 1912, p. 429—433.

— (1914), The Rose Aphis. U. S. Department of Agriculture, Bull. No. 90, 1914.

Rust, E. W. (1914), Notes on Coccidae found in Peru. Journal of Economic Entomology, Vol. 7, 1914, p. 467—473.

Rydberg, A. (1910), Studies on the Rocky Mountain flora. XXII. Bulletin of the Torrey Botanical Club, Vol. 37, 1910, p. 313—335.

Sajo, K. (1885), Beobachtungen aus dem Gebiete der Insektenwelt. Mathematische und Naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn, Bd. 3, 1884/1885, S. 264.

— (1896), Die Akazien-Schildlaus. (Lecanium robiniarum Dougl.) Forstlich-naturwiss. Zeitschr., Bd. 5, 1896, S. 81—89.

Sajo, K. (1898), Zur Lebensweise von Lyda erythrocephala L. und Lyda stellata. Forstlich naturwiss. Zeitschr., Bd. 7, 1898, S. 237—247.
Samter, M. und *Heymons, R.* (1902), Die Variationen bei Artemia salina Leach. und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Abhandlungen der kgl. preuß. Akademie der Wissenschaften, 1902, Anhang, Abh. III, S. 1—62.
Sanders, G. E. (1911), Notes on the breeding of Tropidopria conica Fabr. Canadian Entomologist, Vol. 43, 1911, p. 48—50.
Sars, G. O. (1887), On Cyclestheria hislopi (Baird), a new Generic Type of bivalve Phyllopada; raised from Dried Australian Mud. Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania. Aar 1887. Christiania 1888. S. 1—65; Taf. 1—8.
Scheffelt, E. (1908), Die Copepoden und Cladoceren des südlichen Schwarzwaldes. Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde, Bd. 4, 1908, S. 91—164; Taf. 2—4.
Schimmer, F. (1909), Beitrag zu einer Monographie der Grylloideengattung Myrmecophila Latr. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 93, 1909, S. 409—534; Taf. 22—24.
Schleip, W. (1908), Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea. Zool. Jahrb., Abt. für Anatomie, Bd. 26, 1908, S. 651—682; Taf. 36—37.
— (1909), Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. Archiv für Zellforschung, Bd. 2, 1909, S. 390—431; Taf. 30—33.
— (1910), Die Reifung des Eies von Rhodites rosae L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. Zool. Anz., Bd. 35, 1910, S. 203—213.
— (1912), Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Bd. 3, 1912, S. 165—328.
Schmiedeknecht, O. (1914), Die Schlupfwespen (Ichneumonidae) Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. Herausgeg. v. Chr. Schröder, Bd. 3, Hymenopteren, 2. Teil. Stuttgart 1914. S. 113—256; 3 Taf.
Schmitz, H. (1906), Dixippus morosus, eine tropische Gespensterheuschrecke. Natur und Offenbarung, Bd. 52, 1906, S. 385—407.
Schulz, G. L. (1898), Über Strongylogaster cingulatus F. Berliner Entomologische Zeitschrift, Bd. 43 (1898). Berlin 1899. S. (14).
Schumacher, F. (1918), Entomologisches aus dem Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem. 1. Orthezia insignis Douglas. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, 1918, S. 379—384.
Schuster, R. W. (1915), Morphologische und biologische Studien an Naiden in Sachsen und Böhmen. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Biologisches Supplement, Bd. 7, 1915, 108 S.
Seiler, J. (1918), Anregungen zu neuen Aufgaben auf dem Gebiete der Psychidenbiologie. Internationale Entomologische Zeitschr., Bd. 11, 1918, Sp. 217—220.
Sekera, E. (1909), Einige Beiträge zur Lebensweise von Planaria vitta Dugès. Zoologischer Anzeiger, Bd. 34, 1909, S. 161—164.
Semichon, L. (1910), Observations sur une Araignée mexicaine transportée en France (Coenothele gregalis E. Simon). Bulletin de la Société entomologique de France, 1910, p. 338—340.
— (1911), Le cycle hétérogonique de Pterocallis tiliae Linné, et la présence de la chlorophylle. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. T. 153, 1911, p. 974—977.
Seurat, M. L. G. (1898), Observations sur les organes génitaux des Braconides. Annales des sciences naturelles, 8. sér., Zoologie, T. 7, 1898, p. 293—303.
Shearer, C. (1912), The Problem of Sex Determination on Dinophilus gyrociliatus. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 57, 1912, p. 329—371; pl. 30—34.

Shibata, K. und *Miyake, K.* (1908), Über Parthenogenesis bei Houttuynia cordata. (Vorläufige Mitteilung.) Botanical Magazine. Tokyo. Vol. 22, 1908, p. 141—144; pl. 6.

Shull, A. F. (1912), The influence of inbreeding on vigor in Hydatina senta. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 24, 1912, p. 1—13.

— (1914a), Parthenogenesis in Anthothrips Verbasci. 16. Report of the Michigan Academy of Science, 1914, p. 46—48.

— (1914b), Biology of the Thysanoptera. II. Sex and the Life Cicle. American Naturalist, Vol. 48, 1914, p. 236—247.

— (1915a), Periodicity in the Production of Males in Hydatina senta. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 28, 1915, p. 188—197.

— (1915b), Parthenogenesis and Sex in Anthothrips Verbasci. Science. N. S. Vol. 41, 1915, p. 442.

Shull, A. F. and *Ladoff, S.* (1916), Factors Affecting Male-Production in Hydatina. Journal of Experimental Zoology, Vol. 21, 1916, p. 127—161.

Siebold, C. Th. v. (1856), Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere. Leipzig 1856. 144 S.; 1 Taf.

— (1870), Über Paedogenesis der Strepsipteren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 20, 1870, S. 243—247.

— (1871), Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871, 238 S.; 2 Taf.

— (1873), Über Parthenogenesis der Artemia salina. Sitzungsberichte der mathem.-physikal. Klasse der k. b. Akademie der Wissenschaften zu München, Bd. 3, 1873, S. 168—196.

— (1884), Vorläufige Mitteilung über Parthenogenese bei Tenthrediniden und bei einer Ichneumonidenspecies. Entomologische Nachrichten, Bd. 10, 1884, S. 93—95.

Silvestri, F. (1907), Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologia del Litomastix truncatellus (Dalm.). Bollettino del Laboratorio di Zoologie Generale e Agraria. Portici. Vol. 1, 1907, p. 17—64; tav. I—V.

— (1908a), Appunti sulla Prospalta Berlesei How. e specialmente sui primi stati del suo sviluppo. Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria. Portici. Vol. 3, 1908, p. 22—28.

— (1908b), Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. II. Sviluppo dell'Ageniaspis fuscicollis (Dalm.) e note biografiche. Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria. Portici. Vol. 3, p. 29—53.

— (1908c), Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. III. Sviluppo dell'Encyrtus aphidivorus Mayr. Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria. Portici. Vol. 3, 1908, p. 54—71.

— e *Martelli, G.* (1908), La Cocciniglia del Fico (Ceroplastes rusci L.). Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria. Portici. Vol. 2, 1908, p. 297—358.

— (1911), Contribuzioni alla conoscenza degli insetti dannosi e dei loro simbionti. II. Plusia gamma (L.). Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria. Portici. Vol. 5, 1911, p. 287—319.

— (1914), Prime fasi di sviluppo del Copidosoma Buyssoni (Mayr), Imenottero Calcidide. Anatomischer Anzeiger, Bd. 47, 1914—1915, S. 45—56.

— (1915), Struttura dell'ovo e prime fasi di sviluppo di alcuni Imenotteri parassiti. Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della R. Scuola Superiore d'Agricoltura in Portici. Vol. 10. 1915, p. 66—88; tav. I—VI.

Sinéty, R. de (1900), Sur la parthénogénèse des Phasmes. Bulletin de la Société entomologique de France, 1900, p. 195—197.

Smith, F. (1867), Observations on the study of Gall-flies. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 3, 1866/67, p. 181—183.

Smith, G. (1906), Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfs von Neapel, Bd. 29. Berlin 1906. 123 S.; 8 Taf.

**Smith, L. B.* (1915), Report on the Investigation of Insects Affecting Truck Crops in Virginia. Report of the State Entomologist and Plant Pathologist. Virginia. Vol. 10, 1914/15, p. 30—63.

Sograff, N. (1882), Zur Embryologie der Chilopoden. Vorl. Mitth. Zoologischer Anzeiger, Bd. 5, 1882, S. 582—585.

Ssilantjew, A. A. (1906), Über einen sicher konstatierten Fall der Parthenogenese bei einem Käfer (Otiorrhychus turca Bohem.). Zoolog. Anzeiger, Bd. 29, 1906, S. 583—586.

Stadelmann (1898), Über einen Fall von Parthenogenesis bei Bacillus rossius F. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 1898. S. 153—155.

Stauffacher (1911), Die Rolle des Nukleins in der Fortpflanzung. Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, 1911, Bd. 1, S. 81—104.

Stefanski, W. (1914), Recherches sur la Faune des Nématodes libres du bassin du Léman. Thèse. Genève 1914. 72 pp.; 2 pl.

Stein, R. v. (1881), Tenthredinologische Studien. 1. Die Parthenogenesis von Hylotoma rosae L. Entomologische Nachrichten, Bd. 7, 1881, S. 288—294.

— (1883), Tenthredinologische Studien. 2. Zur Kenntnis der Parthenogenesis der Blattwespen. Entomologische Nachrichten, Bd. 9, 1883, S. 1—8.

Steiner, G. (1917), Über das Verhältnis der marinen freilebenden Nematoden zu denen des Süßwassers und des Landes. Biologisches Centralblatt, Bd. 37, 1917, S. 196—210.

Stevens, N. M. (1906), Studies on the Germ Cells of Aphids. Carnegie Institution of Washington. Publication, No. 51, 1906, 28 pp.; 4 pl.

Strasburger, E. (1904), Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 41, 1905, S. 88—164; Taf. 1—4.

— (1909), Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena 1909. 124 S.; 3 Taf.

— (1910), Chromosomenzahl. Flora, Bd. 100, 1910, S. 398—446; Taf. 6.

Sulc, K. (1908), Towards the better knowledge of the Genus Lecanium. The Entomologist's Monthly Magazine, Vol. 44, 1908, p. 36.

Swezey, O. H. (1909), The Hawaiian Sugar Cane Bud Moth (Ereunetis flavistriata) with an Account of Some Allied Species and Natural Enemies. Report of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association. Division of Entomology, Bull. No. 6. Honolulu 1909. 41 pp.

— (1913), Miscellaneous Notes. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, Vol. 2, 1913, p. 193—194.

Täkholm, G. und *Söderberg, E.* (1918), Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung in den Pollenmutterzellen. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 12, 1918, S. 189—206.

Taschenberg, O. (1892), Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis. Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. 17, 1892, S.-A. 89 S.

Taylor, M. (1914), Note on the Number of Chromosomes in the male Daphnia pulex. Zoologischer Anzeiger, Bd. 45, 1915, S. 21—24.

Theobald, F. V. (1904), The „Dura“ Aphis or „Asal Fly“. I. Report of the Wellcome Research Laboratories at the Gordon Memorial College Khartoum. 1904, p. 43—45.

Theobald, F. V. (1914), Notes on the Green Spruce Aphis (Aphis abietina Walker). Annals of applied Biology, Vol. 1, 1914, p. 22—36.

Thiébaud, M. (1908), Contribution à la biologie du Lac de Saint-Blaise. Annales de Biologie lacustre, T. 3, 1908/1909, p. 54—140; pl. 1—5.

— (1913), Note sur Bosmina longispina forma neocomensis Burckh. Zoologischer Anzeiger, Bd. 42, 1913, S. 167—169.

Thurau, F. (1899), Über parthenogenetische Fortpflanzung einer Phasma rossica. Berliner Entomologische Zeitschrift, Bd. 44, 1899, S. (15).

Timberlake, P. H. (1912), Experimental Parasitism: A Study of the Biology of Limnerium validum (Cresson). U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Technical Series No 23, Pt. V. Washington 1912. p. 71—92.

— (1913), Preliminary Report on the Parasites of Coccus hesperidum in California. Journal of Economic Entomology, Vol. 6, 1913, p. 293—303.

Tischler, G. (1915), Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progressus rei botanicae, Bd. 5, 1915, S. 164—284.

Tower, D. G. (1915), Biology of Apanteles militaris. Journal of Agricultural Research, Vol. 5, 1915, p. 495—508; pl. 50.

— (1916), Comparative Study of the Amount of Food Eaten by Parasitized and Nonparasitized Larvae of Cirphis unipuncta. Journal of Agricultural Research, Vol. 6, 1916, p. 455—458.

Townsend, C. H. T. (1912), The Work in Peru Against the White Scale of Cotton. Journal of Economic Entomology, Vol. 5, 1912, p. 256—263.

Trouessart, E. (1894), Sur l'existence de la Parthénogénèse chez les Sarcoptides plumicoles. Annales de la Société entomologique de France, Vol. 63, 1894, p. CXVII—CXX.

— (1902), Existence de la parthénogénèse chez le Gamasus auris Leidy, de l'oreille du boeuf domestique. Comptes rendus de la Société biologique. Paris. T. 54, 1902, p. 806—809.

Tubergen, C. G. van (1906), Hybrids and hybridisation among bulbous plants. The Gardeners' Chronicle, Vol. 40, 1906, p. 132—134.

Tullgren, A. (1906), Nagra jakttagelser rörande Teutana grossa C. K. Entomologisk Tidskrift, Bd. 27, 1906, S. 182—190.

Turati, E. (1879), Contribuzione alla fauna lepidopterologica lombarda. Bullettino della Società Entomologica Italiana, Vol. 11, 1879, p. 153—208.

Urbahns, T. D. (1916), Life History of Habrocytus medicaginis, a Recently Described Parasite of the Chalcis Fly in Alfalfa Seed. Journal of Agricultural Research, Vol. 7, 1916, p. 147—154; pl. 4.

Urich, F. W. (1911), The Cacao Thrips (Heliothrips rubrocinctus Giard). Bulletin of the Department of Agriculture. Trinidad. Vol. 10, 1911, p. 66—73.

Ussing, Hj. (1910), Beiträge zur Biologie der Wasserwanze: Aphelocheirus Montandoni Horvath. Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiologie u. Hydrographie, Bd. 3, 1910/11, S. 114—121.

Uzel, H. (1895), Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königgrätz 1895. 481 S.

Vassiliew, J. (1907), Über neue Fälle von Parthenogenese in der Familie der Chalcidida. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiol., Bd. 3, 1907, S. 386—387.

Verhoeff, W. (1907), Über Diplopoden. Tausendfüßler aus Brandenburg und andere Formen aus Ostdeutschland und Österreich-Ungarn. Mitteil. a. d. Zool. Museum Berlin, Bd. 3, 1907, S. 261—337.

— (1911), Über Brachychaeteuma n. g. und Titanosoma jurassicum aus England. Zool. Anz., Bd. 38, 1911, S. 455—458.

— (1912), Über Felsenspringer, Machiloidea. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie, Bd. 8, 1912, S. 227—231.

Vickery, R. A. (1910), Contributions to a Knowledge of the Corn Root-Aphis. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Bull. No. 85. Washington 1910. p. 97—118.

Vuillet, J. et *A.* (1914), Les Pucerons du Sorgho au Soudan français. L'Agronomie coloniale. N. S. T. 2, 1914, p. 137—143, 161—165.

Wagler, E. (1913), Faunistische und biologische Studien an freischwimmenden Cladoceren Sachsens. Zoologica, Bd. 26, 1913, S. 305—366.

Walton, H. J. (1911), On the occurrence of Apus, Latreille, in the United Provinces of India. Records of the Indian Museum, Vol. 6, 1911. Calcutta 1912. p. 351—352.

Warmelo, D. S. van (1912), South African Fertile-Worker Bees and Parthenogenesis. Agricultural Journ. of the Union of South Africa, Vol. 3, 1912, p. 786—789.

Wassiliew, J. W. (1904), Über Parthenogenese bei den Arten der Schlupfwespengattung Telenomus. Zoolog. Anz., Bd. 27, 1904, S. 578—579.

— (1909), Ein neuer Fall von Parthenogenese in der Familie der Curculioniden. Zool. Anz., Bd. 34, 1909, S. 29—31.

Webster, F. M. (1903), Some Insects attacking the Stems of growing Wheat, Rye, Barley and Oat. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Bull. No. 42, 1903, 62 pp.

— (1908), The Joint-worm. (Isosoma tritici Fitch.) U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Circular No. 66, Revised Edition, 1908, 7 pp.

— and *Phillips, W. J.* (1912), The Spring Grain-Aphis or „Green Bug". U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Bull. No. 110. Washington 1912. 153 pp.

Weigold, H. (1911), Biologische Studien an Lyncodaphniden und Chydoriden. Biologisches Supplement. Erste Serie: 1910 zur Internationalen Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie (Bd. III). Leipzig 1910/11. S. 1—118; Taf. 12.

Weinland, E. (1910), Der Stoffwechsel der Wirbellosen. Handbuch d. Biochemie der Menschen und der Tiere, herausgeg. von *Oppenheimer, C.*, 4. Bd., 2. Hälfte. Jena 1910. S. 446—528.

Weismann, A. (1877), Zur Naturgeschichte der Daphniden. Teil II, III und IV. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 28, 1877, S. 93—254.

— (1879), Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. Abh. VI und VII, Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 33, 1880, S. 55—270; Taf. 8—13.

— (1880), Parthenogenese bei Ostracoden. Zool. Anz., Bd. 3, 1880, S. 82—84.

— und *Ischikawa, C.* (1888a), Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. Berichte d. Naturforschenden Gesellschaft z. Freiburg i. B., Bd. 3, 1888, S. 1—32.

— (1888b), Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie, Bd. 3, 1889, S. 575—610; Taf. 25—28.

— (1891), Amphimixis oder: Die Vermischung der Individuen. Jena 1891. 176 S.

— (1913), Vorlesungen über Descendenztheorie. 3. Aufl., Bd. 2. Jena 1913. 354 S.; 2 Taf.

Wellington, R. (1913), Studies of Natural and Artificial Parthenogenesis in the Genus Nicotiana. American Naturalist, Vol. 47, 1913, p. 279—306.

Wesenberg-Lund, C. (1898), Über dänische Rotiferen und über die Fortpflanzungsverhältnisse der Rotiferen. Zool. Anz., Bd. 21, 1898, S. 200—211.

— (1908), Plankton Investigations of the Danish Lakes. General Part: The Baltic freshwater Plankton, its origin and variation. Copenhagen 1908. 389 pp.

White, W. H. (1916), The Sugar-beet Thrips. U. S. Department of Agriculture, Bull. No. 421, 1916.

Whiting, P. W. (1918), Sex-Determination and Biology of a Parasitic Wasp

Hadrobracon brevicornis (Wesmael). Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 34, 1918, p. 250—256.

*Whitney, D. D. (1909), Observations on the maturation stages of the parthenogenetic and sexual eggs of Hydatina senta. Journal of Experimental Zoology, Vol. 6, 1909, p. 137—146.

— (1912a), Weak parthenogenetic races of Hydatina senta, subjected to a varied environment. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 23, 1912, p. 321—330.

— (1912b), Reinvigoration produced by Cross Fertilization in Hydatina senta. Journ. of Experimental Zoology, Vol. 12, 1912, p. 337—362.

— (1913), An Explanation of the Non-Production of Fertilized Eggs by Adult Male-Producing Females in a Species of Asplanchna. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 25, 1913, p. 318—321.

— (1916), Referat über: Lina *Moro*, Partenogenesi e Anfigonia nei Rotiferi. Ricerche sperimentali sul Brachionus pala, Bios. 2, 1915, p. 219—264. American Naturalist, Vol. 50, 1916, p. 50—52.

Wieman, H. L. (1915), Observations on the Spermatogenesis of the Gall-Fly Dryophanta erinacei (Mayr). Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole. Mass. Vol. 28, 1915, p. 34—46; pl. 1—2.

Winge, Ö. (1917), The chromosomes. Their numbers and general importance. Comptes-rendus des travaux du Laboratoire de Carlsberg, Vol. 13, 1917, p. 132—275.

Winkler, Hans (1904), Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, S. 573—580.

— (1906), Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. 7. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 2. sér., Vol. 5, 1906, p. 208—276; pl. 20—23.

— (1908), Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus rei botanicae, Bd. 2, 1908, S. 294—454. Auch als Buch erschienen: Jena 1908. 166 S. Im Text ist nach der Buchausgabe angeführt.

— (1916), Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 8, 1916, S. 417—531; Taf. 4—6.

Withington, Ch. H. (1909), Habits of Parasitic Hymenoptera, II. Transactions of the Kansas Academy of Science, Vol. 22, 1908/1909, p. 314—322.

Wohlgemuth, R. (1914), Beobachtungen und Untersuchungen über die Biologie der Süßwasserostracoden, ihr Vorkommen in Sachsen und Böhmen, ihre Lebensweise und ihre Fortpflanzung. Biologisches Supplement VI. Serie: 1914 zur Internationalen Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie (Bd. 6). Leipzig 1914. 72 S.

Wolf, E. (1908), Die geographische Verbreitung der Phyllopoden, mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 18, 1908, S. 129—140.

Woltereck, R. (1898), Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakoden-Eies.. Kerngeschichtliche und biologische Studien an parthenogenetischen Cypriden. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 64, 1898, S. 596—623; Taf. 19 und 20.

— (1909), Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 19, 1909, S. 110—172.

— (1910), Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften": Transmutation und Präinduktion bei Daphnia. Verhandlungen d. Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 20, 21, 1910, 1911, S. 141—172.

— (1911), Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Geschlechtsbestimmung. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 4, 1911, S. 91—128.

Wüstnei, W. (1885), Beiträge zur Insektenfauna Schleswig-Holsteins. Schriften d. Naturwissenschaftlichen Vereins f. Schleswig-Holstein, Bd. 6, 1885, S. 19—52.

Zograf, N. v. (1907), Phyllopodenstudien. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 86, 1907, S. 446—522; Taf. 21—24.

Zschokke, F. (1900), Die Tierwelt der Hochgebirgseen. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften, Bd. 37. Zürich 1900. 400 S.

Namen- und Sachverzeichnis.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

G. Pätz'sche Buchdruckerei Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

